ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE 1981 N° 95

LES ADAPTATIONS DES MAMMIFERES AU MILIEU ARIDE

THESE

POUR LE DOCTORAT VETERINAIRE
(Diplôme d'Etat)

Présentée et soutenue publiquement en 1981
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

MEROT Philippe, Francis, Jean
Né, le 7 Mai 1957 à NANTES (Loire Atlantique)

MEMBRES DU JURY

Président	Monsieur BESSOU Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse
Assesseur	Monsieur RUCKEBUSCH Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Assesseur	Monsieur TOUTAIN Agrégé à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

COREP ASSISTANCE
21, rue Viguerie
31300 TOULOUSE
Tél. (61) 42.01.19

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE 1981 N° 95

LES ADAPTATIONS DES MAMMIFERES AU MILIEU ARIDE

THESE

POUR LE DOCTORAT VETERINAIRE
(Diplôme d'Etat)

Présentée et soutenue publiquement en 1981
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

MEROT Philippe, Francis, Jean
Né, le 7 Mai 1957 à NANTES (Loire Atlantique)

MEMBRES DU JURY

Président	Monsieur BESSOU Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse
Assesseur	Monsieur RUCKEBUSCH Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Assesseur	Monsieur TOUTAIN Agrégé à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

COREP ASSISTANCE
21, rue Viguerie
31300 TOULOUSE
Tél. (61) 42.01.19

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur	M. LAUTIE
Directeur honoraire	MM. FLORIO
Professeurs honoraires	MM. BRIZARD BERTHELON SAURAT

PERSONNEL ENSEIGNANT

CHAIRE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

Professeur titulaire	M. GODFRAIN
Professeur sans chaire	Mme BURGAT-SACAZE

Pharmacie et Toxicologie

CHAIRE DE PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES

Professeur titulaire	M. RICO
Professeur sans chaire	M. BRAUN
Maître Assistant	M. BENARD

Physique Biologique et Médicale
Chimie Biologique et Médicale

CHAIRE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Professeur titulaire	M. PAVAUX
Maître Assistant	M. LIGNEREUX
Maître Assistant	M. SAUTET

Anatomie Descriptive - Extérieur - Anatomie Appliquée - Tératologie

CHAIRE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE

Professeur titulaire	M. RUCKEBUSCH
Professeur sans chaire	M. FARGEAS
Maître Assistant Agrégé	M. TOUTAIN

Physiologie - Pharmacodynamie et Thérapeutique

CHAIRE D'HISTOLOGIE - ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Professeur titulaire	M. VAN HAVERBEKE
Professeur sans Chaire	M. CABANIE
Maître Assistant Agrégé	M. MAGNOL

Histologie - Embryologie - Anatomie Pathologique

CHAIRE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

Professeur titulaire	M. LABIE
Maître de Conférences	M. EECKHOUTTE
Maître Assistant Agrégé	Mme BENARD

Hygiène - Inspection - Contrôle et Technologie
des denrées alimentaires d'origine animale

CHAIRE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

Professeur titulaire	M. DORCHIES
Maître de Conférences	M. FRANC
Maître Assistant	M. DUCOS DE LAHITTE

Zoologie appliquée - Parasitologie externe - Parasitologie interne - Clinique

CHAIRE DE SEMIOLOGIE ET PATHOLOGIE MEDICALE DES EQUIDES ET CARNIVORES

Professeur titulaire	M. LESCURE
Maître de Conférences	M. GUELFI
Maître-Assistant	REGNIER

Sémiologie et pathologie médicale des équidés et carnivores
Législation vétérinaire et Déontologie clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

Professeur titulaire	M. TOURNUT
Maître de Conférences	M. BEZILLE
Maître Assistant	M. JOUGLAR

Sémiologie et Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour
Clinique - Clinique ambulatoire

CHAIRE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

Professeur titulaire	M. CAZIEUX
Maître Assistant Agrégé	M. GENEVOIS
Maître Assistant	M. AUTEFAGE

Propédeutique et Sémiologie Chirurgicale - Technique Chirurgicale
Pathologie Chirurgicale - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Professeur titulaire	M. FERNEY
Professeur sans chaire	M. ROYAL
Maître Assistant Agrégé	M. TAINTURIER

Sémiologie et Propédeutique - Pathologie de la Reproduction
Obstétrique - Clinique

CHAIRE DE MALADIES CONTAGIEUSES - ZOONOSES - LEGISLATION SANITAIRE

Professeur titulaire	M. CHANTAL
Maître de Conférences	M. GANIERE
Maître Assistant	PICAVET

Maladies contagieuses - Zoonoses - Législation Sanitaire

CHAIRE DE PATHOLOGIE GENERALE - MICROBIOLOGIE - IMMUNOLOGIE

Professeur titulaire	M. LAUTIE
Maître Assistant	M. PELLERIN

Microbiologie - Immunologie - Pathologie Générale

CHAIRE DE ZOOTECHNIE ET ECONOMIE RURALE

Professeur titulaire	M. QUEINNEC
Professeur sans chaire	DARRE
Maître Assistant	Mme QUEINNEC

Ethnologie - Génétique appliquée - Hygiène générale - Zootechnie - Elevage
Economie Générale et des productions animales

CHAIRE D'ALIMENTATION

Professeur titulaire	M. FALIU
Professeur sans chaire	M. GRIESS

Botanique appliquée et Bromatologie- Agronomie - Alimentation

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs : ANGELIER, ARMENGAUD, AUVERGNAT, BLANC, BOURBON, COMBES, COMBRET, CROS, FERNET, LE BIHAN, MAZENC, RIVES.

La Faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsable des opinions émises par les candidats (délibération de la Faculté en date du 10 mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 juin 1924).

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

MONSIEUR LE PROFESSEUR BESSOU

Qui a bien voulu nous faire l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse

A NOTRE JURY DE THESE

MONSIEUR LE PROFESSEUR RUCKEBUSCH

De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Qui a bien voulu accepter de patronner cette thèse

MONSIEUR TOUTAIN , Maitre-Assistant Agrégé

A l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Qui nous a fait l'honneur de participer a notre jury de thèse

TABLE DES MATIERES

pages

INTRODUCTION 1

PREMIERE PARTIE : Les conditions naturelles du milieu aride. 2

I. La pluviosité 2
II. La température 2
III. Le degré hygrométrique 3
IV. Les mouvements de l'air 3
V. Les radiations solaires 4
VI. Les sols 5
VII. La végétation 6
VIII. Les micro-climats 7

DEUXIEME PARTIE : Les adaptations générales au milieu 8

I. La régulation thermique 8
1.1. Les gains de chaleur 8
1.1.1. La thermogénèse exogène 8
1.1.2. La thermogénèse endogène 9
1.2. Les pertes de chaleur 10
1.2.1. La thermolyse sans perte d'eau .. 11
1.2.2. La thermolyse par évaporation d'eau 13
- cutanée 13
- respiratoire 18
- salivation 23
1.3. L'hyperthermie adaptative 24
1.4. Le contrôle nerveux de la régulation thermique. 27

II. Le Métabolisme de l'eau 29
2.1. La résistance à la déshydratation 30
2.2. Les pertes hydriques 32
2.2.1. Les pertes urinaires 32
2.2.2. Les pertes fécales 39
2.2.3. Les pertes dues à la lactation .. 40
2.3. Le " renouvellement " de l'eau 40
2.4. Le contrôle neuroendocrinien du métabolisme de l'eau 41

.../...

pages

III. La Reproduction 43

TROISIEME PARTIE : Les adaptations particulières 46

I. Les Ruminants 48

1.1. Le probleme de la rumination 49

1.2. Les adaptations morphologiques et comportementales 51

- le dromadaire 52
- les bovins 53
- les antilopes 53

II. Les Rongeurs 55

III. Les Léporidés 58

IV. Les Marsupiaux 59

4.1. La régulation thermique 60

4.2. Le métabolisme hydrique 61

4.3. La reproduction 62

CONCLUSIONS 64

I N T R O D U C T I O N

L'aridité (du latin aridus : sec) se définit comme un bilan hydrique déficitaire et concerne aussi bien des climats froids que des climats chauds. Cependant, on considère habituellement comme régions arides des endroits où la température et l'ensoleillement sont élevés. C'est ce que nous ferons ici.

Dans ce milieu, malgré les conditions difficiles, un certain nombre de mammifères arrivent à vivre ; il s'agit d'animaux domestiques (dromadaire, ânes, chèvres...) accompagnant les hommes qui habitent ces régions, et d'une faune sauvage variée : petits rongeurs se réfugiant sous terre, et animaux de plus grande taille, tel que les antilopes.

La plupart des études ont été faites en laboratoire : elles ont donc leurs limites, les conditions naturelles étant difficilement reproductiblesavec exactitude (15).

Aprés avoir décrit les caractéristiques de ce milieu dans une première partie, nous verrons les conditions de survie de ces mammifères. Nous étudieront successivement les adaptations générales au milieu, qui sont communes à la plupart des espèces, puis le cas particulier de certaines espèces etede certains groupes d'animaux.

PREMIERE PARTIE

LES CONDITIONS NATURELLES DU MILIEU ARIDE

I.- La Pluviosité

Elle se caractérise par la hauteur annuelle des pluies et par leur répartition dans le temps et dans l'espace.

En région aride, la pluviosité annuelle moyenne est faible (inférieure à 400 mm). Elle est très irrégulière. Les pluies sont saisonnières, ne tombant que pendant quelques semaines par an. Les variations peuvent être très importantes d'une année sur l'autre : on a relevé à Tamanrasset (Algérie) des hauteurs de pluie annuelles allant de 6,4 à 160 mm (9). Certains endroits particulièrement désertiques peuvent rester plusieurs années sans qu'il y tombe une goutte d'eau. Cette irrégularité se retrouve également dans l'espace : il peut pleuvoir abondamment en certains lieux, et pas du tout quelques kilomètres plus loin.

Ces pluies tombent sous forme d'orages brefs et violents. Elles sont à l'origine d'un important lessivage des sols. A la moindre pente, l'eau, en courant sur le sol, est à l'origine d'une érosion importante. Elle ne profite donc pas à la végétation.

Du fait des caractéristiques de ces pluies, il y a peu de points d'eau permanents.

II.- La température

Ce facteur est très important pour les échanges de chaleur entre l'animal et son milieu environnant.

En région aride, elle est caractérisée par de grandes variations nycthémérales. Durant plusieurs mois, en saison sèche, les températures diurnes, en milieu de journée, dépassent généralement 40° C. La température

à la surface du sol est alors supérieure à 70° C. et peut atteindre 80° C. De telles températures ne sont pas sans conséquences pour la survie des végétaux et des graines. Cependant, cette chaleur ne pénètre pas profondément dans le sol : à partir de 30 cm de profondeur, la température ne dépasse pas 30° C. La nuit, ces températures descendent à 5 ou 10° C. En altitude, il peut geler.

Les variations nycthémérales sont moins importantes en saison des pluies. Dans le sol, elles ne dépassent guère 1°C à 50 cm de profondeur, et sont à peu près nulles à 1 m de profondeur (cela varie un peu en fonction de la nature du sol).

III.- Le degré hygrométrique

Il influence directement la quantité d'eau perdue par évaporation. On peut mesurer l'humidité absolue par la quantité d'eau par volume d'air (gH_2O/ l. d'air), ou l'humidité relative, c'est à dire le pourcentage de la pression de vapeur saturante. Celui-ci varie en fonction de la température; ainsi, une pression de vapeur d'eau qui correspond à 100 p.100 d'hygrométrie à 20°C, ne donnera que 50 p.100 à 29°C et 20 p.100 à 45°C (28). Par conséquent les variations nycthémérales de températures sont à l'origine d'une variation importante de degré hygrométrique : il ne dépasse pas (en saison sèche) 10 p.100 dans la journée, mais, peut atteindre 85 ou 90 p.100 en fin de nuit. Il peut y avoir du brouillard (29).

Nous verrons que ces variations ont une grande importance pour l'approvisionnement en eau de certains animaux, car le degré hygrométrique influe beaucoup sur la composition des végétaux dont ils se nourrissent et sur l'évaporation de l'eau corporelle.

IV.- Les mouvements de l'air

Les mouvements relatifs de l'air par rapport à l'animal peuvent avoir deux origines : les déplacements de l'animal (mais ceux-ci sont aussi générateurs de chaleur) et le vent.

Les vents de ces régions, parfois locaux, sont souvent étendus. Certains sont bien connus : le sirocco d'Algérie, l'harmattan au sud du

Sahara, le simoun en Asie... . sont des vents chauds, désséchants, qui soufflent souvent plus fort le jour que la nuit.

V.- Les radiations solaires

Le soleil envoie en permanence vers la terre de l'énergie sous forme de radiations. A la limite de l'atmosphère, l'intensité de ces radiations est à peu près constante et égale à 1,9 à 2 cal.-cm^{2}-mn^{-1}. Elles sont partiellement absorbées lors de la traversée de l'atmosphère. Toutes les nébulosités, les poussières, les nuages, la vapeur d'eau... absorbent une partie de ces radiations. L'absorption varie en fonction de l'épaisseur d'atmosphère traversée ; l'irradiation solaire directe est donc plus importante en milieu de journée, lorsque le soleil est au zénith ; elle est aussi plus importante à certaines latitudes : on peut remarquer que la plupart des grands déserts chauds sont entre 15 et 30 degrés de latitude. Le spectre de ces radiations est assez étendu : ultra-violets (longueur d'onde inférieure à 0,4 μ), lumière visible (longueur d'onde entre 0,4 et 0,7 μ), et infra-rouge (longueur d'onde supérieure à 0,7 μ).

Ce sont les radiations infra-rouge qui sont les plus calorifiques. L'absorption atmosphérique varie en fonction de la longueur d'onde : c'est dans l'infra-rouge que se situent les radiations les plus absorbées. Les radiations réfléchies par les nuages sont reçues par l'animal de la même manière que les radiations directes.

Les radiations réfléchies par le sol et les objets environnants (végétation, pierres) ont une intensité variable selon l'angle de réflection.

Enfin, l'échauffement de ces objets par le rayonnement solaire est à l'origine d'une réémission de radiations infra-rouge. L'intensité de ces radiations est fonction de la température de l'objet : elle est proportionnelle à T^{4}, où T représente la température absolue (Kelvin) de l'objet.

On peut donc représenter le spectre des radiations atteignant les animaux (cf.fig.1.)

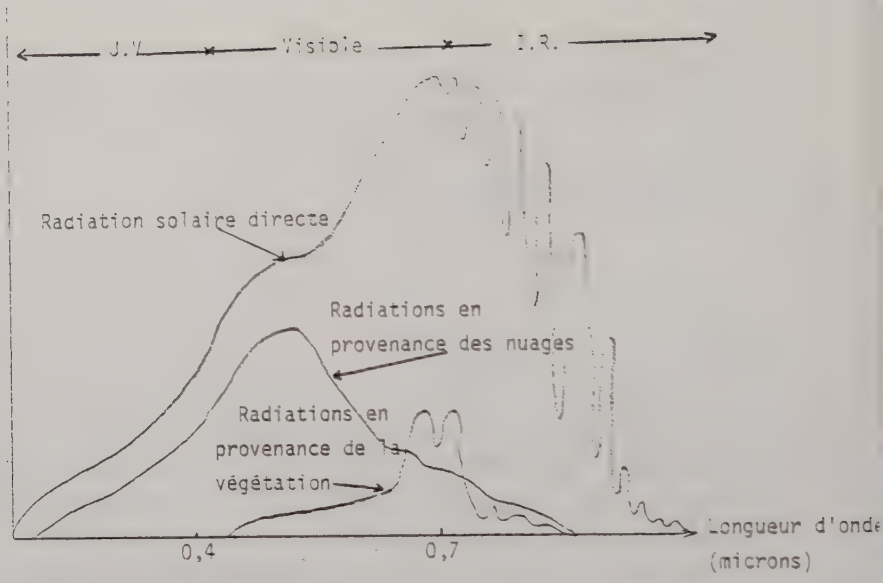


FIGURE 1 : SPECTRE DES RADIATIONS ATTEIGNANT LES ANIMAUX
(D'après L.E. Mount (36)).

Les animaux sont donc soumis surtout à des radiations infrarouges, mais aussi des radiations visibles : pour ces dernières, la couleur de la robe influe sur l'énergie absorbée (cf. deuxième partie : paragraphe 1.2.1.)

VI.- Les sols

Ce sont le plus souvent des sols pauvres. Ils proviennent de la dégradation mécanique (par le vent et par l'eau) et chimique (qui est accrue par les hautes températures) des roches.

Les sols sableux sont fréquents : ils forment parfois de vastes étendues (ce sont les ergs du Sahara) entrecoupés de dunes. Ils ne peuvent supporter qu'une végétation limitée, et rarement permanente.

Les dépressions ont un sol plus riche : il est formé par les alluvions véhiculés par les eaux ; ces sols sont souvent riches en sels, amenés par les eaux. Ces dépressions ont également un sol plus humide. Le lessivage vers la profondeur, du à la violence des pluies, entraine parfois la formation de véritables croutes salines.

VII.- La végétation

On peut la subdiviser en deux parties :

Les graminées annuelles ne poussent que pendant la saison des pluies. Elles résistent à la saison sèche par les graines, qui sont en dormance dans le sol. Elles ont une période végétative très courte (25 à 30 jours) qui leur permet d'effectuer tout leur cycle et de se reproduire durant la courte période des pluies. Elles peuvent être dispersées par le vent ou par les animaux.

Les plantes permanentes permettent aux mammifères herbivores de trouver toute l'année de la nourriture. Il s'agit d'une végétation très dispersée dans l'espace. On la trouve le plus souvent dans les bas-fonds, plus humides et plus fertiles. Le système racinaire de ces végétaux est soit très étalé en surface, soit profondément enfoncé dans le sol, soit formé des deux systèmes simultanément : ils arrivent ainsi à capter un maximum d'humidité.

Les arbres sont rares. Il s'agit en particulier d'acacias, dont certaines espèces (Acacia raddiana) se retrouvent assez loin dans le Sahara, le long des oueds. Les arbres des régions arides sont souvent des épineux, ayant des feuilles de petite taille ou des tiges chlorophylliennes. On trouve aussi dans ces régions de nombreuses plantes succulentes (Cactus ou Euphorbiacées) : elles ont des tissus d'accumulation d'eau très développés.

Certaines plantes sont hygroscopiques : elles accumulent l'humidité pendant la nuit et se déssèchent dans la journée.

Le sol des bas-fonds étant riche en électrolytes, il y pousse de nombreux végétaux halophytes, appartenant en particulier à la famille des Chénopodiacées. Ces plantes contiennent en moyenne 2,5 fois plus d'ions que les végétaux de la forêt tropicale humide. Certaines d'entre elles ont une concentration en ions Na^+ ou k^+ supérieure à celle de l'eau de mer. La physiologie des mammifères qui s'en nourrissent doit donc s'y être adaptée.

VIII.- Les microclimats

Il s'agit de lieux où les conditions sont moins difficiles. La végétation, quelle qu'elle soit, crée de l'ombre où l'irridiation solaire et la température sont plus favorables à la vie. Les creux du sol, les pierres... peuvent créer également de l'ombre où peuvent se réfugier des animaux de petite taille.

Enfin, les terriers représentent des microclimats créés par les animaux eux-mêmes.

En définitive , il apparait que les mammifères vivant en milieu aride doivent faire face à plusieurs facteurs défavorables :

- une température élevée dans la journée,
- une irridiation solaire intense, c'est à dire une source importante de chaleur, qu'il faut perdre, ce qui implique une perte d'eau,
- l'eau est rare, parfois absente, d'où l'existence de mécanismes physiologiques l'économisant le plus possible et la nécessité de trouver le minimum nécessaire.
- La nourriture : la végétation est rare ; elle est très dispersée et les herbovires auront parfois de grandes distances à parcourir pour l'obtenir. Ces végétaux ont parfois des caractères particuliers : plantes halophytes ou hygroscopiques.

DEUXIEME PARTIE

LES ADAPTATIONS GENERALES AU MILIEU

I.- La régulation thermique

Les mammifères sont des animaux que l'on qualifie d'homéothermes, c'est à dire que leur température centrale (que l'on mesure généralement par la température rectale) est constante. En fait, cette température varie de façon physiologique selon l'activité, le cycle oestral, la digestion ...

Les variations nycthémérales qui en découlent ne dépassent pas 1°C chez la plupart des mammifères. Cette température est la résultante de mécanismes contraires de gains et de perte de chaleur.

On peut définir une zone de neutralité thermique, comprise entre deux températures (température critique inférieure et température critique supérieure), dans laquelle l'animal n'a à lutter ni contre le froid, ni contre la chaleur. Lorsque la température ambiante est supérieure à la température critique supérieure, ce qui est fréquent en milieu aride, l'animal doit lutter contre la chaleur, soit par une diminution de la thermogénèse, soit par une augmentation de la thermolyse.

I.1. Les gains de chaleur

Ils ont deux origines : exogène ou endogène.

I.1.1. La thermogénèse exogène

Elle provient des radiations que reçoit l'animal. Une partie de ces radiations est absorbée et son importance dépend de la couleur de la peau en ce qui concerne les radiations visibles. La longueur d'onde influe évidemment sur l'apport de chaleur, l'infra-rouge étant le plus calorifique.

La graisse sous-cutanée aurait un rôle d'isolant.

Le pelage, par sa couleur et sa structure, joue un rôle important dans la protection des mammifères vis à vis de ces radiations (cf. paragraphe 1.2.1.).

Le comportement des animaux leur permet parfois d'y échapper (cf. troisième partie)

1.1.2. La thermogénèse endogène

Elle est consécutive aux différents métabolismes : digestion, excrétions (rénale, lactation), travail musculaire (muscles striés, mais aussi muscles blancs : tube digestif...). On peut la mesurer par la quantité d'oxygène consommée.

Ces mammifères vont donc diminuer leur travail musculaire par une activité nocturne (cf.troisième partie). La prise de nourriture nocturne permet de faire la nuit, quand les conditions sont plus favorables, un travail masticateur générateur de chaleur.

Une baisse ou un arrêt complet de la prise de nourriture, permet évidemment de diminuer la thermogénèse endogène. Ainsi, un bovin cesse de ruminer à 40°C. Selon Maloiy (32), l'âne de Somali, losqu'il est déshydraté (perte de 15 p.100 de son poids), diminue sa prise de nourriture de 25 à 30 p.100. Mais une telle situation n'est évidemment pas sans inconvénient, un animal ne pouvant vivre longtemps sans se nourrir. En fait, l'adaptation au milieu est d'arriver à maintenir son appétit même dans des conditions difficiles. C'est ainsi que le dromadaire (Camelus dromedarius), mieux adapté que l'âne, maintient son appétit lorsqu'il est déshydraté à 30 p.100. Chez les chèvres bédouines (66), la chèvre du Sinaï (dont les conditions de vie sont très difficiles) maintient son appétit lorsqu'elle est déshydratée à 30 p.100, tandis que la chèvre des montagnes (vivant dans un milieu moins dur) n'y arrive pas.

La thermogénèse endogène ne peut être totalement supprimée. En effet, le fonctionnement cardiaque, la respiration, le tonus musculaire... représentent ce que l'on appelle le métabolisme de base. L'âne de Somali déshydraté réduit la valeur de ce métabolisme (34) (cf.fig.2.)

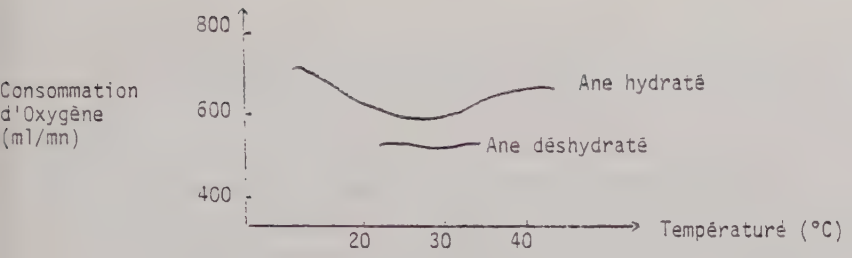


FIGURE 2 : METABOLISME DE L'ANE DE SOMALI EN FONCTION DE SON HYDRATATION (D'après G.M.O. Maloiy)

Le métabolisme de base est relativement plus important chez un animal de petite taille. La variation est une fonction exponentielle du poids. La chèvre du Sinaï (66) a un métabolisme de base inférieur de 30 p.100 à ce qu'il devrait être théoriquement. Lorsqu'elle est déshydratée, le rythme cardiaque baisse de 27 à 7 /mn.

Les hormones thyroïdiennes stimulent les diverses réactions métaboliques, un métabolisme basal plus faible va de pair avec un niveau plus bas de l'activité thyroïdienne. Celle-ci, rapportée au kg de poids métabolique (poids à la puissance 0,75), afin de tenir compte des différences de taille, est plus faible chez le zébu (adapté aux régions arides) que chez le taurin.

Une étude faite dans le Sud-Tunisien sur des petits rongeurs du genre Meriones (26) a montré que, durant l'été (période la plus chaude), l'activité thyroïdienne (évaluée histologiquement) est plus faible ; il y a donc une diminution des activités enzymatiques et du métabolisme.

Certains rongeurs américains (Citellus leucurus), durant la période la plus chaude, "estivent " (59), leur métabolisme étant alors au plus bas pendant plusieurs semaines. Toutefois, lors d'estivation, la température corporelle ne descend jamais en dessous de 20° C (15).

1.2. Les pertes de chaleur

Elles sont proportionnelles à la surface du corps. Leur importance est donc une fonction exponentielle du poids et elles sont relativement plus importantes chez les petits animaux. Cela représente donc une perte plus importante par évaporation d'eau; ils doivent, vu le manque d'eau, la limiter.

Ces pertes peuvent se faire avec ou sans évaporation d'eau. On peut les résumer par le schéma suivant :

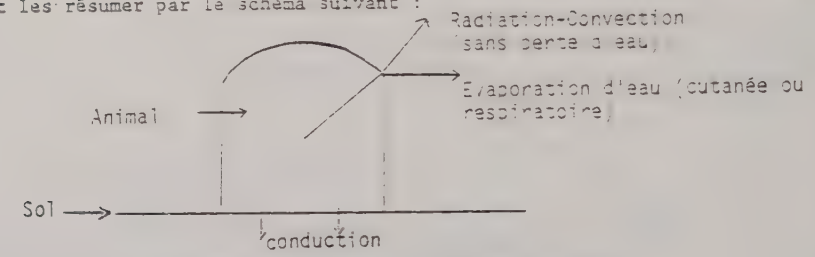


FIGURE 3 : SCHEMA RESUMANT LE THERMOLYSE CHEZ UN MAMMIFERE.

1.2.1. La thermolyse sans perte d'eau

Les Radiations : tout corps émet en permanence des radiations infra-rouges, de longueur d'onde élevée : entre 5 et 10 microns (45). L'importance de ces radiations dépend de la surface émettrice et sa température.

On a (36) : $Hr = T.\xi.A.T.^4$

.Hr est l'énergie émise par radiation

.T est la constante de Stephan-Boltzmann = $5,67.10^{-8}$. $W.m^{-2}.K^{-4}$

.ξ est l'émissivité du corps ; pour la peau et le pelage des mammifères, elle est de 100 p.100, quelle que soit la couleur(4

.A est la surface émettrice

.T est la température absolue du corps.

Le corps réemet donc de l'énergie même si la température ambiante est supérieure à la température du corps. Mais le bilan de l'énergie absorbée et réémise par l'animal peut être négative.

On voit que cette réémission de chaleur est d'autant plus importante que la surface est grande. Les extrémités, dont la surface est grande par rapport au volume, émettent une partie importante de cette chaleur ; J.S. Hart (76) estime que chez les rongeurs, les vasodilatations dans la queue permettent de perdre 25 à 30 p. 100 de la chaleur par cette voie qui représente 3,5 p.100 de la surface. Les oreilles ont également un rôle important : nous avons vu que l'ane est bien adapté au milieu aride ; nous verron le rôle fondamental des oreilles des lièvres de l'Arizona (cf. troisième partie). La chèvre du Sinaï a des oreilles plus grandes que les chèvres tempérées. Le fanon plus important chez le zébu que chez les taurins peut être interprété de la même manière. C.R. Taylor (76) estime que 12 p.100 de la chaleur perdue par les chèvres, l'est par les cornes, très vascularisées, et

dont des mécanismes nerveux régleraient la vasomotricité. On peut penser qu'il y a des systèmes analogues chez les antilopes désertiques.

La Convection : le renouvellement de l'air autour de l'animal permet de diminuer la température immédiatement à son contact, et donc d'accroitre le bilan réémission-absorption de chaleur ; il baisse également la tension de vapeur d'eau, il y a donc augmentation de l'évaporation d'eau cutanée.

Ces mouvements d'air sont dus au vent ou aux mouvements de l'animal lui-même ; mais alors, il y a un accroissement de la thermogénèse endogène.

La Conduction : les pertes de chaleur par ce procédé suppose un contact avec ur substrat plus froid. Il est donc peu important dans ces régions.

Le rôle du pelage : K. Schmidt Nielssen (34) avait remarqué que, chez le dromadaire, l'évaporation cutanée augmente nettement lorsqu'il est tondu. En effet, le pelage joue un rôle dans la régulation thermique par deux facteurs :

- Couleur : un pelage clair réfléchit davantage de lumière visible ; il y aura donc moins de rayonnements à atteindre la peau. Si le pelage est brillant la réflection est supérieure. La plupart des mammifères désertiques sont de couleur claire. Toutefois, cela n'interesse que les radiations visibles.

- Structure : elle est fonction de la densité des poils, de leur longueur, de leur forme plus ou moins courbée, de leur épaisseur ; tous ces facteurs fon que les rayonnements traversent plus ou moins facilement le pelage. Un pelage clairsemé et court laisse passer un partie importante des rayons. Au contraire un pelage épais et dense les arrête: il se forme alors un gradient de température entre la surface du pelage, très chaud (il peut y avoir 80°C) et la peau, qui est à plusieurs dizaines de degrés en moins ; il joue alors un rôle d'isolant.

Un pelage épais n'est donc pas un obstacle à la survie en milieu aride ;c'est le cas du dromadaire. Au contraire, les gazelles ont un pelage court mais réfléchissant. Un pelage dense est un obstacle à l'évaporation d'eau cutanée c'est donc une gêne au refroidissement, mais aussi une économie d'eau.

Ce pelage joue un rôle dans l'émission des radiations V.A. Finch (13,14) a étudié et comparé les cas du bubale (Alcephalus buselaphus) et de l'élan (Taurotragus oryx). : le bubale, dont le pelage est épais (3 mm) et dense, réémet les trois-quarts des rayonnements qu'il reçoit, tandis que l'élan, dont le pelage est clairsemé et plus mince (1 à 2 mm) en réémet les deux tiers. La réflection est également plus importante chez le bubale (42 p.100) que chez l'élan (22 p.100).

1.2.2. La thermolyse par évaporation d'eau

L'évaporation de l'eau permet de dégager une certaine quantité de chaleur. Celle-ci dépend de la température ambiante : elle est de 2501 joules/g à 0°C et 2406 joules/g à 40° C ; elle est donc légèrement moins efficace lorsque la température augmente. L'importance de l'évaporation est d'autant plus grande que le degré hygrométrique est bas, c'est à dire la température élevée. Nous avons vu (cf. paragraphe 121) que les mouvements de l'air ont un rôle.

Cette évaporation peut se faire par plusieurs voies :

CUTANEE :

. La respiration cutanée est l'évaporation de l'eau imprégnant la peau superficielle. Il s'agit d'un phénomène passif dépendant uniquement du degré hygrométrique de l'air. Son importance est minime par rapport aux pertes d'eau dues à la sueur.

. La sudation représente la voie principale d'évaporation cutanée. Chez les animaux, les glandes sudoripares sont de type apocrine.

L'ensemble de l'évaporation cutanée est proportionnelle à la surface du corps. Il s'agit, nous l'avons vu, d'une fonction exponentielle du poids.

On peut la schématiser ainsi :

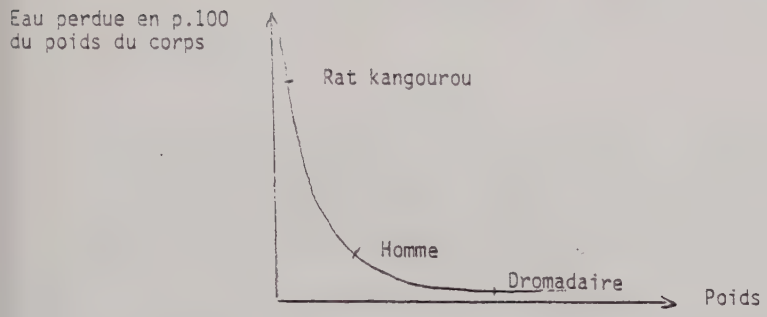


FIGURE 4. : D'après K.SCHMIDT NIELSSEN (59)

Les animaux de petite taille, s'ils se refroidissaient de cette manière, perdraient une quantité d'eau considérable et ne pourraient y survivre.

Nous avons vu que le pelage gêne l'évaporation cutanée, surtout lorsqu'il est dense. Tous les animaux ne suent pas. Les petits rongeurs, comme le rat kangourou, n'ont pas de glandes sudoripares (51). Certaines antilopes suent peu : le bubale et la gazelle de Grant (36), le redunca et le cob de Buffon (63). L'élan et l'oryx suent , l'ane et le dromadaire également. Les carnivores suent peu.

V.O. Musewe, G.M.O. Maloiy et S.K. Kanja (37) ont étudié deux antilopes africaines de petite taille (3 à 4 kgs) : le Dikdik (Rhynchotragus kirkü) et le Suni (Nesotragus moschatus). A 20° C, ils perdent 11 à 28 g d'eau par m^2 et par heure ; cela représente 20 à 30 p.100 de leurs pertes totales d'eau par évaporation ; à 40°C, cela passe de 19 à 40 g (en augmentation), mais cela ne fait plus que 15 à 20 p.100 des pertes totales ; les pertes respiratoires augmentent donc davantage.

G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (33) ont également étudié (cf.fig.5) les pertes d'eau cutanée en fonction de la température, chez le bubale et l'impala (Aepyceros melampus).

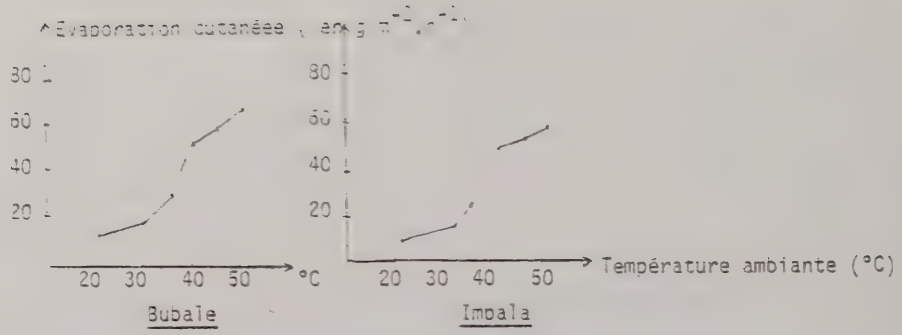


FIGURE 5 : EVAPORATION CUTANEE CHEZ LE BUBALE ET L'IMPALA
(D'après G.M.O. MALOIY et D. Hopcraft (33))

A 50°C, les pertes atteignent donc 50 à 60 g d'eau par m^2 et par heure. C.R. Taylor (73) a montré que si l'Oryx beisa normalement hydraté sue, lorsque l'animal se déshydrate, dans les mêmes conditions de température, il ne sue pas.

En ce qui concerne les animaux domestiques, ce sont l'âne et le dromadaire qui suent le plus. Ils ont été étudiés tout d'abord par K. Schmidt Nielssen (54,59). L'âne commence à suer lorsque la température ambiante dépasse 30°C, tandis que le dromadaire ne commence qu'à 35°C. L'accroissement des pertes hydriques est ensuite linéaire en fonction de la température ambian (cf.fig.6.)

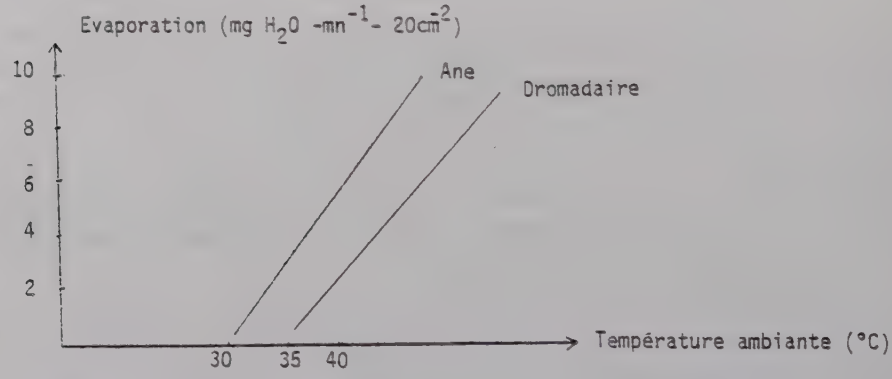


FIGURE 6 : PERTES D'EAU CUTANEES CHEZ L'ANE ET LE DROMADAIRE
(D'après K. Schmidt Nielssen (54))

Ainsi, au soleil (en été à Khartoum), le dromadaire perdait 0,4 $mg-cm^{-2}-mn^{-1}$ (soit 240 $g-m^{-2}h^{-1}$) et l'âne 0,6 $mg-cm^{-2}-mn^{-1}$ (soit 360 g $-m^{-2}-h^{-1}$).

Le dromadaire est donc mieux adapté que l'âne : il commence à suer (donc à perdre de l'eau) plus tard, et dans les mêmes conditions, il en perd moins. K. Schmidt-Nielssen a également montré que les disponibilités en eau ont une certaine influence :un dromadaire de 260 kgs, bénéficiant d'eau à volonté, perd par évaporation cutanée 3,49 p.100 de son poids par jour, tandis que s'il est déshydraté, il en perd dans les mêmes conditions 1,07 p.100

G.M. Maloiy (34) a également mesuré les pertes hydriques cutanées de l'âne de Somali. Il trouve une perte de 130 à 145 $g-m^{-2}-h^{1}$ lorsque l'âne a de l'eau. Cela est nettement inférieur à ce qu'avait trouvé Schmidt-Nielssen. La différence est peut être dûe à des différences de lieu ou de méthode de mesure. Dans les deux cas, ces pertes sont très supérieures à ce qui a été mesuré pour les antilopes. Ces dernières sembleraient donc mieux adaptées à l'économie des pertes d'eau nécessaires dans ce milieu.

Quant aux autres animaux domestiques vivant dans ces régions, les bovins suent davantage que les petits ruminants.

D. Robertshaw et C.R. Taylor (42), ont étudié l'activité des glandes sudoripares de différents bovidés d'Afrique de l'Est, en les exposant à une température ambiante de 40°C.(cf.fig.7.)

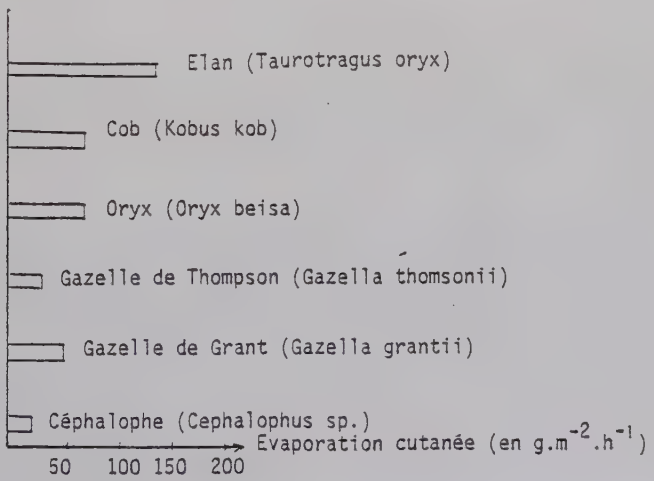


FIGURE 7 : ACTIVITE COMPAREE DES GLANDES SUDORIPARES CHEZ DIFFERENTS BOVIDES (D'après D. Robertshaw et C.R. Taylor (42))

On voit donc qu'il y a de grandes différences : ceux qui économisent le mieux l'eau sont les espèces les plus désertiques (Oryx, Gazelles) ou de petite taille (Céphalophes). Ces différences ont plusieurs causes :

. LA DENSITE : il y a 229 glandes sudoripares/cm^2 chez le Bubale (33), tandis qu'il y en a 200 chez les ovins, les caprins et le Dromadaire, 2000 chez le Zébu (23).

. LA REPARTITION : elle est inégale selon les régions du corps ; le scrotum des ovins en a beaucoup plus que le reste du corps.

. LE SEUIL DU DEBUT DE SUDATION n'est pas le même chez toutes les espèces ; nous avons vu qu'il faut une température plus élevée pour le dromadaire que pour l'âne.

. LA CAPACITE DES GLANDES : ainsi, chez l'Oryx (42), cette excrétion est très irrégulière (il y a 12 à 27 décharges de sueur par heure), et les auteurs pensent que cela est du a une faible capacité de "stockage" de la sueur dans les glandes.

La sueur représente une perte d'électrolytes, en particulier de sodium. Il y aurait (36) 0,2 à 0,4 g Na par 100 ml. C'est également une élimination d'urée et une perte de potassium, beaucoup moins importantes. Chez le dromadaire, la sueur est pauvre en sels (5).

S.P. Singh et W.M. Newton (69,70) ont étudié les sécrétions cutanées des bovins placés dans des conditions de haute température. Ils ont trouvé que les taux d'excrétion de sodium et de potassium augmentent ; le sodium passe de 0,03 ppm à 1,26 ppm en 10 jours, tandis que le potassium passe de 0 à 3,37 ppm. Cette perte d'électrolytes doit être compensée.

Les glandes sudoripares des animaux sont adrénergiques : l'adrénaline, en injection, accroit la sécrétion ; elle provoque une excrétion de sueur chez l'Oryx déshydraté qui normalement ne sue pas (73). Le contrôle nerveux de la sudation sera étudié plus loin (cf. paragraphe 1.4).

On peut donc dire que :

. Les mammifères de petite taille ne suent pas, ou suent peu : ils peuvent ainsi survivre dans un milieu aride sans se déshydrater.

. Parmi les mammifères qui suent, les Antilopes semblent mieux adaptées à l'économie d'eau que les animaux domestiques. Parmi ces derniers, le dromadaire est le mieux adapté : il perd moins d'eau et commence à suer plus tard lorsque la température augmente.

. Lorsque les animaux commencent à se déshydrater, il y a économie de l'eau perdue par sudation .

- RESPIRATOIRE

L'air expiré est saturé en vapeur d'eau. L'air inspiré ne l'étant pas, surtout dans ce milieu (cf.première partie), la différence provient de l'évaporation hydrique au niveau alvéolaire, mais aussi tout le long du tractus respiratoire : bronches, trachée, muqueuse nasale. L'importance de cette évaporation est fonction de la pression de vapeur d'eau saturante dans l'air : elle est donc d'autant plus élevée que l'air dans le tractus respiratoire est chaud.

Ce mode de refroidissement, contrairement à la sudation, n'entraine pas de perte d'électrolytes.

Lorsque la quantité de chaleur à éliminer devient plus importante, certains mammifères accroissent le volume d'air renouvellé par unité de temps, donc la quantité d'eau évaporée, donc le nombre de calories perdues. Ce volume s'accroit par une augmentation du rythme respiratoire ; mais il y a en même temps une diminution du volume par mouvement respiratoire : en effet, sans cela, l'élimination trop importante de CO_2 entrainerait une alcalose métabolique. La polypnée thermique est donc une respiration rapide et superficielle. L'accroissement d'évaporation d'eau intéresse surtout le tractus respiratoire supérieur, et non pas les alvéoles. Ainsi (36) lorsque, chez un ovin, il y a normalement 9 mg d'eau par échange respiratoire, lors de polypnée, il n'y en a plus que 4, mais l'eau totale évaporée par unité de temps est supérieure.

Ce système a cependant ses limites : lorsque la quantité de chaleur à éliminer devient trop importante, le volume par échange respiratoire augmente, et il y a alcalose. DM.E. Jenkinson (23) a étudié les comportements des ruminants domestiques placés dans un milieu à 40° C : il trouve que les chèvres ont le rythme respiratoire le plus augmenté (+ 800 p.100) avant les moutons (+ 674 p.100) et les bovins (+ 484 p.100) ; le volume respiratoire par minute est également plus fort chez les chèvres (+ 509 p.100) mais il est plus fort chez les bovins (+ 203 p.100) que chez les moutons (+ 97 p.100). Ce sont donc les chèvres qui arrivent à éliminer le plus de chaleur par cette méthode.

Le dromadaire ne perd pratiquement pas de chaleur par cette méthode. Son rythme respiratoire ne dépasse pas 30 par minute (36).

L'âne n'évapore pas non plus par polypnée.

G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (32) ont étudié les variations du rythme respiratoire chez le Bubale et l'Impala placés à des températures ambiantes croissantes. (cf. fig.8.)

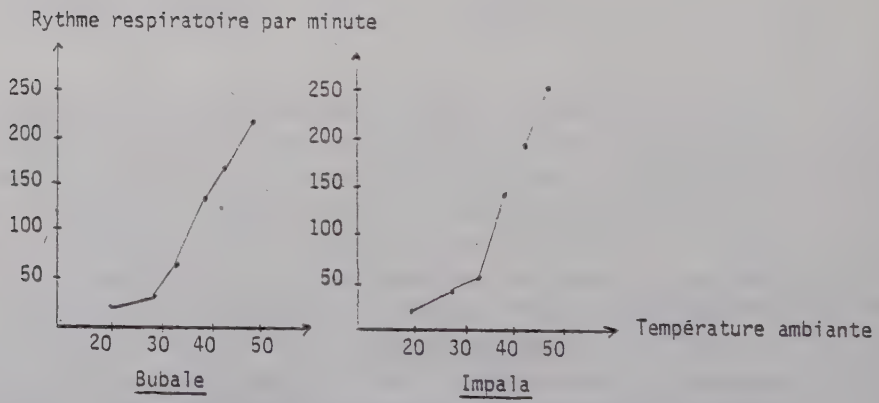


FIGURE 8 : RYTHME RESPIRATOIRE DU BUBALE ET DE L'IMPALA EN FONCTION DE LA TEMPERATURE AMBIANTE.

(D'après G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (33)).

Ces deux antilopes qui, nous l'avons vu, suent, perdent aussi de la chaleur par évaporation respiratoire. Les auteurs ont constaté que, dans les conditions les plus dures de température, le pourcentage de perte évaporative par la respiration augmente.

Chez les ovins, un phénomène identique existe : les pertes par évaporation respiratoire représentent 25 p.100 de la thermolyse aux températures de neutralité thermique (36). Elles en représentent 60 p.100 à 30°C et 100 p.100 à 35°C.

A. Schoen (63, 64) a trouvé que chez certaines antilopes de petite ou moyenne taille, l'évaporation est presque exclusivement respiratoire (à l'exception de la respiration cutanée). Chez le Cob de Buffon (trobus themasé) et le Redunca (Redunca redunea), le rythme respiratoire passe de 20 à 30 par minute (rythme normal) à 70 par minute lorsque les animaux sont exposés à 40°C. Le Dikdik (Rhynehotragus kirkii), de plus petite taille, placé dans les mêmes conditions, a son rythme respiratoire augmenté de 50 (normalement) à 200 (au bout de 4 heures) puis 340 (après 8 heures) par minute. V.O. Musewe G.M.O. Maloiy et SK Kanja (37), étudiant le dikdik et le suni, ont trouvé, à 40°C des rythmes respiratoires allant de 300 à 460 par minute.

L'apport en eau a également une certaine importance, quant aux pertes possibles par évaporation respiratoire. G.R. Taylor (74), l'a étudié sur les gazelles.(cf.fig.9.)

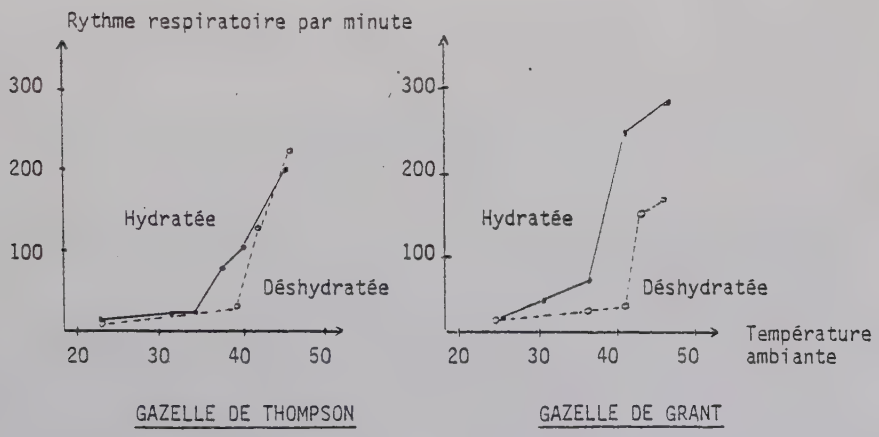


FIGURE 9 : RYTHME RESPIRATOIRE DES GAZELLES EN FONCTION DE LEUR ETAT D'HYDRATATION.
(D'après C.R. Taylor (74))

Les animaux déshydratés l'étaient de 15 p.100.

On voit donc que les gazelles déshydratées ne commencent à se refroidir, donc à perdre de l'eau, qu'à une température supérieure. Le seuil de début de la polypnée passe de 36°C (normalement) à 40°C (quand les gazelles sont déshydratées). Cela représente une économie d'eau.

Les mammifères des régions arides peuvent dépenser moins d'eau par polypnée, en respirant à un rythme moins rapide dans les mêmes conditions. Ainsi, si l'on compare les taurins européens et les zébus, on obtient les courbes représentées par la figure n° 10.

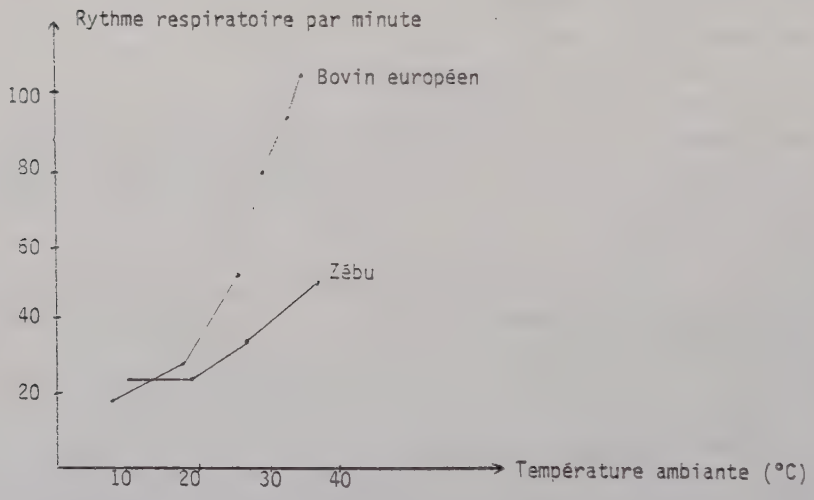


FIGURE 10 : RYTHMES RESPIRATOIRES COMPARES DES BOVINS ET DES ZEBUS (D'après K. Schmidt Nielssen (59)).

Les zébus, adaptés à la vie en milieu aride, perdent moins d'eau à température égale.

Une partie de l'eau évaporée peut-être récupérée dans la partie finale du tractus respiratoire. K. Schmidt-Nielssen et ses collaborateurs (10, 49 , 50, 62) ont beaucoup étudié le mécanisme chez le rat Kangourou (Dipodomys merriami).

L'évaporation au niveau de la muqueuse nasale refroidit l'air à ce niveau. L'air expiré se refroidit donc tout au long des cavités nasales (longues et étroites). Il peut ainsi y avoir une baisse de température de -°C (24°C au lieu de 28°C).

Cette baisse de température s'accompagne d'une baisse de la pression de vapeur saturante, et l'air expiré étant saturé en vapeur d'eau, une partie de cette dernière se condense et est récupérée.

K. Schmidt Nielssen a calculé qu'ainsi, Dipodomys merriami perd 0,54 mg d'eau par ml d'Oxygène consommée. Cela fait 0,85 pour la souris blanche, 0,94 pour le rat blanc et 0,84 pour l'homme (uniquement l'eau respiratoire, alors que pour les rongeurs il y a l'eau respiratoire et l'eau perdue par perspiration cutanée).

J.L. Raab et K. Schmidt Nielssen (40) ont comparé les résultats obtenus pour divers rongeurs.

Espèce	Evaporation en mg H_2O /ml O_2 (en air sec)	
Dipodomys merriami	0,54 ± 0,04	
Dipodomys spectabilis	0,57 ± 0,07	Espèces vivant
Perognathus sp.	0,50 ± 0,07	en milieu aride
Peromyocus crinitus	0,54	
Citellus leucurus	0,53	
Cricetus aureus	0,59 ± 0,05	
Mus musculus	0,59	Espèces tempérées
Mus musculus var. albines	0,85 ± 0,07	
Rattus norvegicus	0,94 ± 0,09	

A l'exception de Mus musculus, les espèces de milieu aride sont beaucoup mieux adaptées à l'économie des pertes d'eau par cette voie.

On peut donc dire que :

. La thermolyse par évaporation d'eau respiratoire ne dépense pas d'électrolytes.

. Ce système semble être le principal chez certains mammifères quand les conditions deviennent plus dures.(Ce serait une meilleure adaptation ? mais le dromadaire, très bien adapté, ne l'utilise pas).

. Les mammifères de petite taille utilisent presque exclusivement ce procédé. Certains arrivent à récupérer une partie de l'eau perdue ainsi..

- COMPARAISON ENTRE LA THERMOLYSE PAR EVAPORATION CUTANEE ET PAR EVAPORATION RESPIRATOIRE.

La sudation permet une évacuation de chaleur par une surface plus importante, surtout dans le cas des animaux de petite taille. Mais cela représente aussi une forte perte hydrique, dans ce milieu c'est rare. D'autre part, la sudation est gênée par la présence du pelage. La sudation, en refroidissant la surface du corps, limite la thermolyse par émission d'infra-rouge.

La polypnée thermique ne dépense pas d'électrolytes. C'est un système indépendant du pelage. L'eau est partiellement récupérée. La dépense d'énergie (donc augmentation de la thermogénèse) est faible. Les risques d'alcalose n'existent pas chez les mammifères physiologiquement adaptés. Le principal inconvénient est d'utiliser le système respiratoire à autre chose qu'à sa fonction primaire, ce qui peut être parfois génant (lors de nécessité de fuite par exemple).

Il semble donc que la polypnée représente une meilleure adaptation que la sudation. Ainsi, chez un certain nombre d'animaux, qui utilisent les deux systèmes, la polypnée devient prépondérante lorsque la température ambiante augmente trop. Les animaux de petite taille n'utilisent que ce système : la sudation risquerait de représenter pour eux une perte hydrique fatale dans ces milieux.

Toutefois, il faut noter que certains mammifères très bien adaptés (l'âne, mais surtout le dromadaire) n'évaporent de l'eau que par la voie cutanée; ils sont de grande taille, et perdent donc relativement moins d'eau qu'un petit mammifère.

- LA SALIVATION

Elle représente un mécanisme d'urgence que l'on a vu utiliser par les petits rongeurs (Rat Kangourou) ou les Gazelles (74). La salive répandue

sur la surface du corps permet un refroidissement par évaporation. Mais cela représente une perte hydrique considérable et ne peut être utilisé que pendant quelques minutes sous peine de compromettre la vie de l'animal.

Nous verrons que chez certains marsupiaux, le léchage du corps et la salivation sont des méthodes relativement importantes de thermolyse (cf. troisième partie).

1.3. L'hyperthermie adaptative

De nombreux mammifères des régions arides sont capables d'accumuler, aux heures chaudes de la journée, des calories qu'ils évacuent de manière passive durant la nuit, lorsque la température ambiante devient nettement plus faible (cf. première partie). K.Schmidt Nielssen (53,54) avait le premier remarqué ce phénomène chez le dromadaire. Il avait trouvé des températures rectales variant, au cours d'un cycle nycthéméral de 34,2°C à 40,7°C (températures relevées sur un même animal). Chez l'âne, il a relevé des températures de 36°C à 39,3 °C lorsqu'il est déshydraté ; en effet, l'âne normalement hydraté a une température relativement stable (38°C à 38,3°C). Les ruminants domestiques (bovins, ovins, caprins) n'ont pas une température centrale très variable (environ 1°C de latitude).

Les Antilopes semblent être les mammifères les plus adaptées à cette élévation de température. Certaines ont été étudiées par G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (33) et par C.R. Taylor (73,74). Les résultats de leurs observations sont résumés dans les figures 11,12 et 13. L'Elan arrive à des températures de 41° C, mais l'état d'hydratation ne change rien. Le Bubale et l'Impala ont des performances semblables, de même que l'Oryx ou les Gazelles hydratées. Mais pour ces dernières espèces (Oryx, Gazelle de Grant, Gazelle de Thompson), la déshydratation (15 p.100) élève considérablement la température centrale lorsqu'elles sont placées dans une ambiance chaude. C.R. Taylor a enregistré 43°C chez une Gazelle de Thompson, 46°C chez une Gazelle de Grant placées dans une atmosphère à 45°C, et plus de 45°C pendant 8 heures consécutive chez un Oryx beisa, sans le moindre problème physiologique. Il faut noter que 43°C représente une température létale pour la plupart des mammifères.

Les petits rongeurs ne semblent pas capables d'élever leur température centrale de cette manière. Cependant, chez Citellus leucurus (59), on a noté des températures de 42°C. Il s'agit là d'un animal partiellement diurne, contrairement à la plupart des autres rongeurs désertiques.

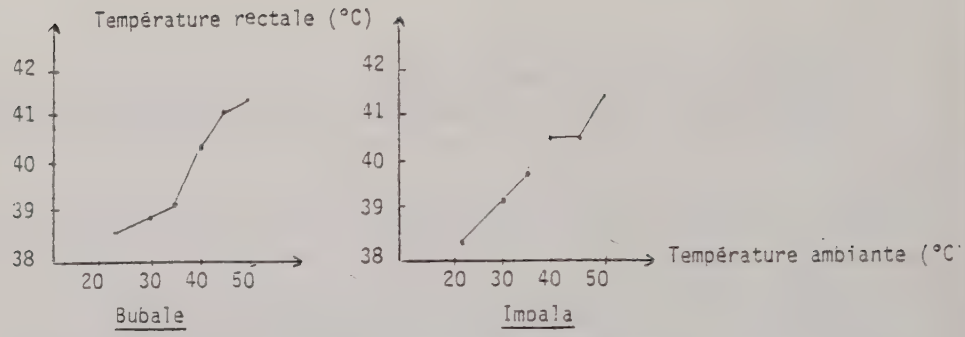


FIGURE 11 : TEMPERATURES RECTALES DU BUBALE ET DE L'IMPALA EN FONCTION DE LA TEMPERATURE AMBIANTE

(D'après G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (33))

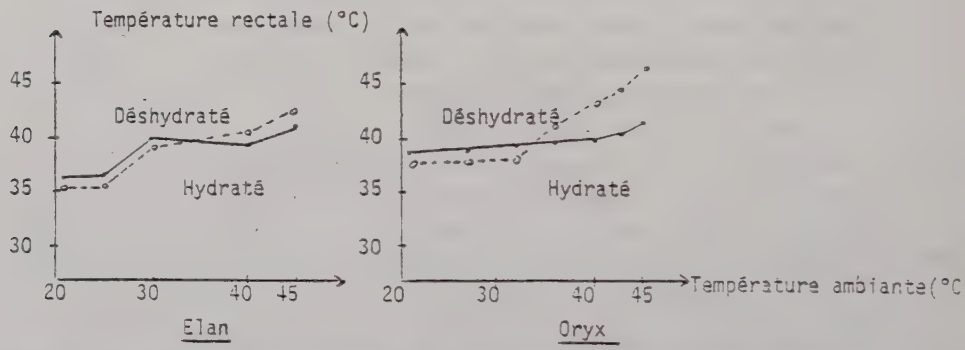


FIGURE 12 : TEMPERATURES RECTALES DE L'ELAN ET DE L'ORYX EN FONCTION DE LA TEMPERATURE AMBIANTE ET DE LEUR ETAT D'HYDRATATION

(D'après C.R. Taylor (73))

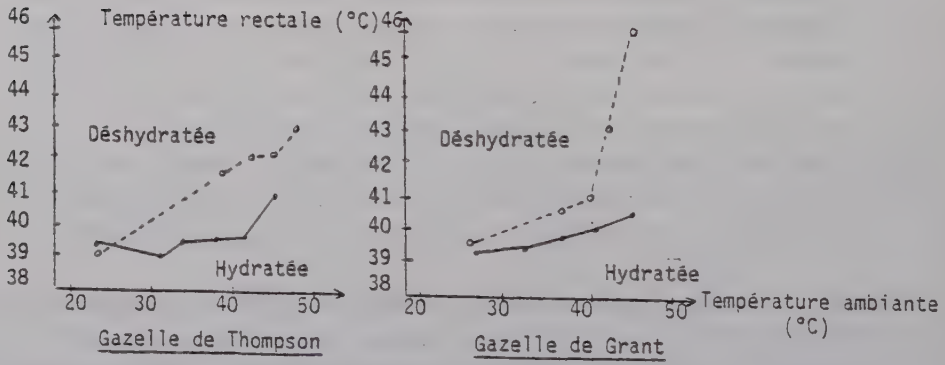


FIGURE 13 : TEMPERATURES RECTALES DES GAZELLES EN FONCTION DE LA TEMPERATURE AMBIANTE ET DE LEUR ETAT D'HYDRATATION

(D'après C.R. Taylor (74)).

La perte de chaleur se ferait plutôt en fin de nuit. K. Schmidt Nielssen (54) a noté que chez le dromadaire, à Khartoum, c'était surtout vers 6 h du matin, au moment où l'atmosphère commence à se rechauffer. Il pense qu'il y a alors vasodilitation périphérique et que l'afflux de sang chaud vers la périphérie permet une irradiation supérieure et un bilan (irradiation-absorption de rayonnements) positif.

Des températures telles que celles observées chez l'Oryx et les Gazelles risqueraient, si elles étaient répercutées au niveau de l'encéphale, de provoquer des lésions nerveuses irréversibles. Il y a un mécanisme de protection : il existe, au niveau du sinus caverneux, un réseau multiple artériel et veineux au niveau duquel s'effectuent des échanges thermiques par contre-courant le sang carotidien se refroidit ainsi au contact du sang veineux.

Une telle hyperthermie pourrait être interprétée comme un accroissement de la thermogénèse interne : il y aurait alors augmentation de la consommation d'oxygène ; celle-ci a été mesurée par J.S. Hart (76) chez différents rongeurs en fonction de leur température corporelle. (cf. figure 14).

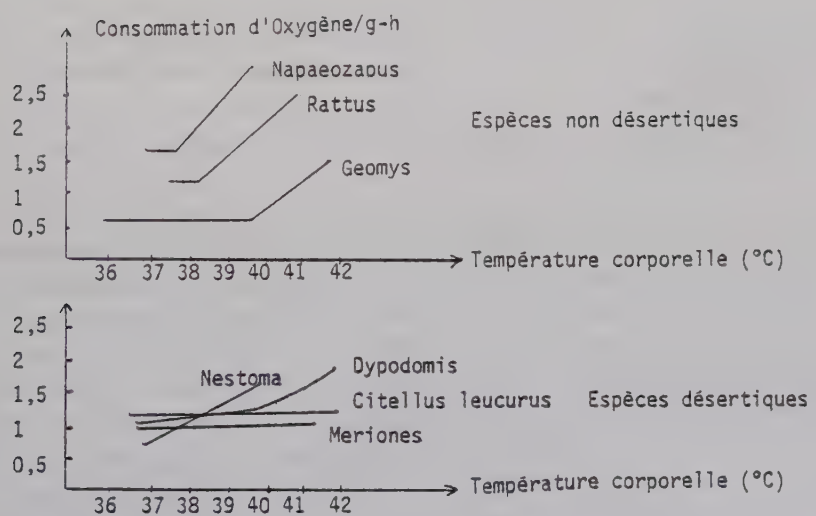


FIGURE 14 : VARIATIONS DE LA CONSOMMATION D'OXYGENE EN FONCTION DE LA TEMPERATURE RECTALE CHEZ DIFFERENTS RONGEURS DE PETITE TAILLE. (D'après J.S. Hart (76)).

Les espèces désertiques n'augmentent pas, ou beaucoup moins que les autres, leur consommation d'oxygène. Il s'agit donc d'une hyperthermie passive.

Cette possibilité d'hyperthermie passive des mammifères les plus désertiques est une adaptation considérable au milieu. Le fait que souvent, la déshydratation accroît cette possibilité confirme que c'est une adaptation au manque d'eau (3). En effet, cela permet de résister à la chaleur sans dépense une goutte d'eau.

1.4. Le contrôle nerveux de la régulation thermique

Tous les contrôles ne sont pas parfaitement connus. On peut distinguer d'une part les récepteurs, d'autre part la régulation centrale. Les récepteurs sont de deux types : périphériques et centraux.

. Les récepteurs périphériques sont cutanés. Ils seraient différents pour le chaud et pour le froid (2I, 45). A.Iggo (2I), après des études sur des animaux de laboratoire, pense que les récepteurs au chaud sont reliés au système nerveux central par des fibres afférentes non myélinisées, où la vitesse de transmission est plutôt lente (inférieure à 20m S'). Certains de ces récepteurs seraient sensibles au maintien d'une température, tandis que d'autres le sont sur la surface du corps. R.M. Yousri (77) a montré que la polypnée chez le mouton est déclenchée beaucoup plus rapidement si l'on chauffe certaines parties du corps : la région inguinale et la mamelle. Il existerait également des récepteurs naso-buccaux (23.).

. Les récepteurs centraux se situent au niveau de l'hypothalamus. Une augmentation de la température hypothalamique entraine une baisse de la consommation d'oxygène (76). L'hypothalamus est qualifié de "cerveau végétatif" (45). Des lésions hypothalamiques ont des conséquences importantes sur la régulation thermique. D'après J.S. Hart (76), lorsqu'il y a des lésions antéromédianes de l'hypothalamus, il y a apparition d'hyperphagie avec obésité, et si l'animal est placé dans un environnement chaud, il apparait une hyperthermie (chez les rongeurs) ; des lésions latérales sont responsables d'une baisse de la prise de nourriture. Mais pour G.C. Whittow (76), la destruction de la partie antérieure de l'hypothalamus des caprins peut rendre l'animal hypothermique.
Pour d'autres auteurs (I5), la température corporelle "normale" serait sous l'influence de l'hypothalamus postérieur et déterminée par le rapport de deux cations : Na^{+} et Ca^{++}.

L'hypothalamus contrôle la prise de nourriture : l'appétit varie en fonction de la glycémie, grâce à l'existence de glucorécepteurs ; on constate chez les ruminants une baisse des taux d'acides gras volatils lorsqu'ils sont soumis à la chaleur (77). D'après R.M. Yousri (77,78), la température aurait un rôle direct sur l'appétit, car la prise de nourriture baisse lors d'hyperthermie ; cette théorie permet d'inclure dans la régulation d'appétit tous les constituants (glucides, protides, lipides) lesquels sont sources de chaleur par leur action dynamique spécifique (élevée pour les protides) et l'augmentation du métabolisme.

L'hypothalamus contrôle également la thermogénèse endogène par son action sur l'activité thyroïdienne. Nous avons vu que celle-ci pouvait diminuer chez certains mammifères (cf. paragraphe 1.1.2). L'éminence médiane de l'hypothalamus sécrète une hormone, la thyroliberine (T.R.H.), qui contrôle la sécrétion d'hormone thyréotrope (T.S.H.) par l'adenohypophyse (45). La TSH favorise la captation de l'iode et la sécrétion des hormones thyroïdiennes (T_3 et T_4). Celles-ci accroissent d'une façon générale tous les métabolismes, par une activation enzymatique et une action sur les mitochondries. D'autres hormones stimulent les métabolismes : le cortisol stimule la lipolyse et la néoglucogenèse ; sa sécrétion est sous l'influence de l'ACTH, dont la sécrétion est elle-même contrôlée par l'hypothalamus (CRF). Les hormones pancréatiques (insuline et glucagon) ont également un rôle important dans le métabolisme glucidique ; leur sécrétion est sous le contrôle du système nerveux végétatif.

L'hypothalamus et le système nerveux organovégétatif contrôlent la vasomotricité : celle-ci a un rôle fondamental dans les échanges thermiques cutanés ; il faut qu'il y ait vasodilatation périphérique pour que l'animal puisse perdre la nuit la chaleur accumulée dans la journée. C'est à ce niveau qu'est contrôlée la température centrale : lorsque la température critique supérieure est dépassée, il y a mise en oeuvre de la thermolyse.

La polypnée est contrôlée par l'intermédiaire du nerf pneumogastrique En effet, si l'on sectionne les deux nerfs vagues (41), la polypnée cesse. L'augmentation de la température hypothalamique d'un bovin modifie la la respiration (76), l'action se fait par l'intermédiaire du centre respiratoire bulbaire, qui règle le rythme respiratoire et le volume par inspiration.

La sudation est sous le contrôle du système sympathique, les glandes étant adrénergiques. En effet, la sudation est inhibée par une dénervation sympathique de la peau, ou par l'action d'agents α bloquants. Bien que les glandes soient adrénergiques, les surrénales ne semblent pas avoir d'influence sur la sudation (33, 42).

Nous verrons que le métabolisme de l'eau est aussi sous l'influence de l'hypothalamus. Il y a donc certainement, à ce niveau, des interactions nerveuses qui permettent, lors de déshydratation, une augmentation de la température critique supérieure, donc un stockage passif de chaleur et une diminution des pertes hydriques.

Toutes ces réponses physiologiques à la chaleur sont indépendantes de la volonté.

II.- Le métabolisme de l'eau

L'eau est un élément essentiel de la composition du corps des mammifères. Elle représente en moyenne 60 à 65 p.100 du poids. Celle-ci est très irrégulièrement répartie selon les organes. Ainsi, il n'y en a que 23 p.100 dans le tissu osseux, 30 p.100 environ dans le tissu adipeux, 75 p.100 dans les muscles, 90 p.100 dans le plasma sanguin et 99 p.100 dans le liquide céphalo-rachidien.

On sépare classiquement l'eau de l'organisme en deux parties :

- le secteur intracellulaire représente environ 60 p.100 de l'eau totale du corps,
- le secteur extracellulaire (40 p.100 de l'eau totale) est lui-même subdivisé en secteur plasmatique (plasma sanguin et lymphe circulante) et secteur intersticiel (il s'agit de tous les liquides baignant les espaces intercellulaires).

Les électrolytes les plus importants sont les ions sodium (Na^+), potassium (K^+), et à un moindre degré le chlore (Cl^-). Les ions K^+ sont essentiellement intracellulaires, tandis que les ions Na^+ sont extracellulaires. La membrane étant polarisée, les ions Na^+ ont tendance à pénétrer dans la cellule et en sont rejetés par un mécanisme actif : la pompe à sodium.

Les échanges hydriques sont permanents entre les deux secteurs, et la répartition des électrolytes a un rôle important.

L'importance de l'eau dans la physiologie de l'organisme, fait que sa rareté en milieu aride ne va pas sans poser de nombreux problèmes aux mammifère y vivant. L'équilibre hydrique de l'organisme est la résultante des apports et des pertes. Les apports d'eau peuvent avoir trois origines :

- l'eau de boisson,
- l'eau libre des aliments,
- l'eau métabolique : on sait que l'oxydation de un gramme de lipide donne 1,071 g d'eau, un gramme de glucide donne 0,556 g d'eau, et un gramme de protide donne 0,396 g d'eau. Le problème de ces apports est résolu de différentes manières selon les espèces. Cela sera étudié dans la troisième partie.

2.1. La résistance à la déshydratation

L'homme et la plupart des mammifères, lorsqu'ils se déshydratent rapidement, meurent lorsqu'ils ont perdus 12 p.100 de leur poids.

K. Schmidt Nielssen (53) avait soumis le dromadaire a un régime tel qu'il perd rapidement (donc par déshydratation) 30 p.100 de son poids, tout en maintenant son appétit (sans troubles physiologiques importants par conséquent). L'âne a également été déshydraté à 30 p.100, mais alors il diminue sa prise de nourriture. G.M.O Maloiy(32) a obtenu des résultats semblables en étudiant l'âne de Somali.

Les deux espèces sont capables de boire, en quelques minutes, la quantité d'eau équivalente à leur perte de poids.

La Chèvre du Sinaï (66) continue à manger lorsqu'elle a perdu 30 p.100 de son poids et ingère la quantité d'eau nécessaire à la récupération de son poids en 90 à 150 secondes.

Le Rat Kangourou (50) ne résiste pas à la déshydratation, malgré le milieu où il vit.

En raison du rôle osmotique des électrolytes, les auteurs ont étudiés l'effet de l'ingestion d'eau salée sur la déshydratation. l'âne de Somali (32) peut boire une solution à 4 p.100 de NaCl sans perte de poids. Le dromadaire (35), lui, pervient à boire une solution à 4 p.100 de NaCl (environ la concentration de l'eau de mer) sans perdre de poids. Ils doivent alors ingérer une quantité supérieure d'eau. Nous verrons (cf. paragraphe 2.2.I) que ceci est possible grâce à la grande capacité des reins à concentrer l'urine.

Le maintien du secteur hydrique intracellulaire est une condition indispensable à la vie. Lors de déshydratation, c'est le secteur extracellulaire qui perd de l'eau. K. Schmidt Nielssen (59) avait montré que chez un mouton déshydraté (à 23 p.100), il s'agissait surtout du plasma et du liquide interstitiel. Une baisse de volume du plasma n'est évidemment pas sans inconvénient pour la circulation sanguine. Par contre, chez les animaux adaptés au milieu, le volume plasmatique baisse très peu. Ainsi, chez un dromadaire déshydraté à 20,5 p.100, le plasma ne perd que 5,2 p.100 de son volume (77). Si il est déshydraté à 30 p.100, il ne perd que 10 p.100 de sa masse sanguine (5). Le taux d'hémoglobine et l'hématocrite n'augmentent que très peu. L'osmolarité du plasma n'augmente, d'après G.M.O. Maloiy (35), qu'à 460 m Osm par litre (elle est environ de 300 m Osm normalement) chez un dromadaire sévèrement déshydraté.

Cette légère baisse de volume plasmatique pourrait cependant être à l'origine de problèmes circulatoires. Mais les hématies du dromadaire sont de petite taille (4 à 6 μ) et leur forme ovalaire leur permet de ne pas s'empiler dans les fins capillaires (5).

Lors de la réhydratation rapide, il y a diffusion rapide de cette eau dans les espaces extracellulaires du dromadaire. Il y a alors, en 24 heures, un oedème généralisé du tissu conjonctif, et si l'on abat le dromadaire à ce moment là, la carcasse est très suintante. Il y a une grande augmentation de la pression osmotique et les hématies du dromadaire doivent être très résistantes elles peuvent doubler de volume sans éclater (9), lors de cette réhydratation. Cela suppose une résistance exeptionnelle de la membrane cellulaire.

Chez la chèvre du Sinaï, les hématies sont deux fois plus fragiles que chez le dromadaire (36), mais le rumen sert de réserve hydrique, et l'eau ingérée ne diffuse que lentement dans le reste de l'organisme.

Le contrôle des échanges hydriques est sous l'influence de facteurs physiques (pressions hydrostatique, oncotique, osmotique) et de facteurs neurohormonaux. Il sera étudié plus loin (cf. paragraphe 24) pour l'ensemble du métabolisme hydrique.

2.2. Les pertes hydriques

Les possibilités de perte d'eau sont nombreuses, surtout en milieu aride.

- Les pertes par sudation ou polypnée thermique, dans le cadre de la thermolyse, ont déjà été étudiées (cf. paragraphe 1.2.2.)
- Les pertes urinaires peuvent également être importantes.
- Les pertes fécales sont dues à l'eau des sécrétions digestives qui n'est pas réabsorbée au niveau intestinale.
- Les pertes par la lactation sont inéluctables chez les femelles après le part.

Vu la rareté de l'eau en milieu aride, toutes ces pertes d'eau représentent un risque important de déshydratation. Les mammifères vivant en milieu aride doivent donc être capables de réduire au strict minimum ces pertes afin de réussir à survivre.

2.2.1. Les pertes urinaires

L'urine est un moyen d'éliminer les déchets de l'organisme, en particulier l'urée, déchet du catabolisme protidique, mais aussi les électrolytes en excès (sodium et potassium en particulier). Cette élimination représente une perte d'eau. Cette perte sera d'autant plus importante que la quantité d'urée ou d'électrolytes à éliminer sera plus importante. Les carnivores, dont le régime est riche en protéines, seront donc défavorisés dans ces milieux. La diminution de ces pertes passe par un accroissement de la concentration en urée et en électrolytes.

Les mammifères vivant en milieu aride ont une urine qui est, en moyenne, beaucoup plus cencontrée que celle des mammifères tempérés.

La plupart des mammifères ne peuvent avoir une concentration de l'urine supérieure à 1100 ou 1200 mOsm, même lorsqu'ils sont déshydratés.

G.M.O. Maloiy et D. Hopcraft (33) ont mesuré chez le Bubale et l'Impala des concentrations urinaires de 2200 à 2300 mOsm lorsqu'ils sont placés à 40° C avec une quantité d'eau de boisson restreinte.

Le Zébu (36) pourrait arriver à 2600 mOsm lorsqu'il est déshydraté La filtration glomérulaire, qui est normalement de 90 à 150 ml par minute passe à 40 ml par minute.

Chez le dromadaire, K.Schmidt Nielssen (32) avait trouvé 3170 mOsm G.M.O. Maloiy (35) a obtenu des résultats semblables. La filtration glomérulaire passe, lorsqu'il est déshydraté, de 60 ml par minute à 15 ml par minute (36). La filtration est donc nettement inférieure à ce qu'elle est chez les autres mammifères (130 ml par minute) même lorsque le dromadaire est normalement hydraté

L'âne étudié par G.M.O. Maloiy (32), arrive à 1545 mOsm. Il est donc beaucoup moins adapté à la concentration urinaire que les autres mammifères vivant dans ce milieu.

A. Schoen (64) a étudié le dikdik ; dans des conditions d'hydratation normales et avec de l'eau à volonté, le dikdik a une urine dont la concentration est de 2200 à 2300 mOsm. Mais lorsqu'il est déshydraté, il arrive à 4000 mOsm. Il s'agit d'une performance qui n'est dépassée que par les petits rongeurs. En effet, on a trouvé jusqu'à 4675 mOsm chez Dipodomys merriami (24). Chez Notomys alexis, petit rongeur du désert australien, l'urine peut atteindre une osmolarité de 9370 mOsm (36).

Toutes les antilopes du désert, lorsqu'elles sont déshydratées, ont une urine très concentrée (entre 2000 et 3000 mOsm). Les petits ruminants domestiques vivant dans ces régions sont également bien adaptés : c'est le cas de la chèvre, et des ovins à queue grasse vivant en Afrique du Nord.

Les concentrations atteintes sont résumées dans la figure I5.

D'une façon générale, ce sont les mammifères désertiques de petite taille (rongeurs, et parmi les antilopes, le dikdik) qui parviennent le mieux à concentrer l'urine. Ceci peut être mis en rapport avec le fait qu'ils perdent relativement plus d'eau par évaporation (cf. paragraphe I). Ils doivent donc être capables de mieux limiter leurs pertes hydriques par ailleurs pour pouvoir survivre dans le milieu.

Ces concentrations sont très supérieures à celles du plasma sanguin, lesquelles, nous l'avons vu, varient très peu.

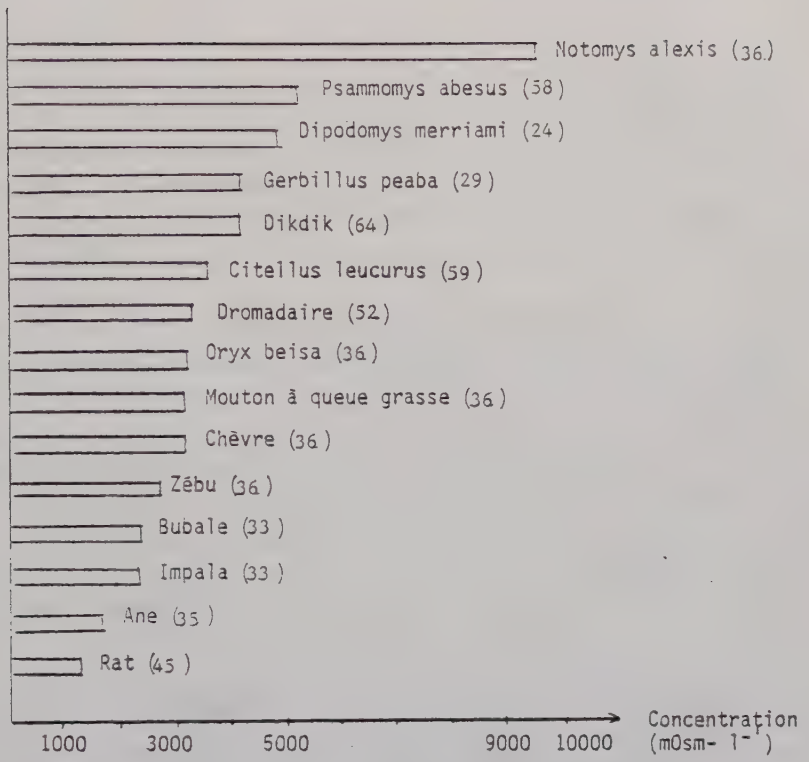


FIGURE 15 : CONCENTRATION URINAIRE DE DIFFERENTS MAMMIFERES LORSQU'ILS SONT DESHYDRATES.

La concentration de l'urée peut atteindre 3 à 400 mMole par litre chez l'âne de Somali (32), alors qu'elle est normalement d'environ 200. Chez le rat Kangourou, il peut y avoir 20 p.100 d'urée dans l'urine (49,50,53). Il arrive ainsi à des rapports $\frac{\text{Concentration urinaire}}{\text{Contration plasmatique}}$ égaux à 18

A titre de comparaison, il est de 4 chez l'homme et de 4,5 chez l'âne (peu performant). Les concentrations d'électrolytes sont également considérables. Le rat des sables (Psammomys obesus) peut atteindre une concentration de 1920 mEq de sodium (58), soit quatre fois la concentration de l'eau de mer. Cette capacité à excréter de fortes quantités d'électrolytes

leur permet de vivre avec un régime alimentaire riche en plantes halophytes (chenopodiacées).

Cette faculté à concentrer l'urine permet une forte baisse du volume émis, donc une économie d'eau. Ainsi, le dromadaire émet au minimum trois-quarts de litre d'urine par jour (pour un animal de 250 kgs), et s'il est privé d'eau, il peut n'uriner qu'un demi litre par jour (52). Cependant, si il a de l'eau salée, il urine au moins un litre par jour. L'âne est moins bien adapté : il ne peut uriner moins de 450 ml par jour, ce qui représente à poids égal, trois fois plus que le dromadaire, dans les mêmes conditions.

Pour comprendre comment les mammifères de milieu aride parviennent ainsi à économiser l'eau, il faut d'abord rappeler succintement le fonctionnement rénal.

L'unité fonctionnelle du rein est le néphon que l'on peut schématiser de la manière suivante (figure I6).

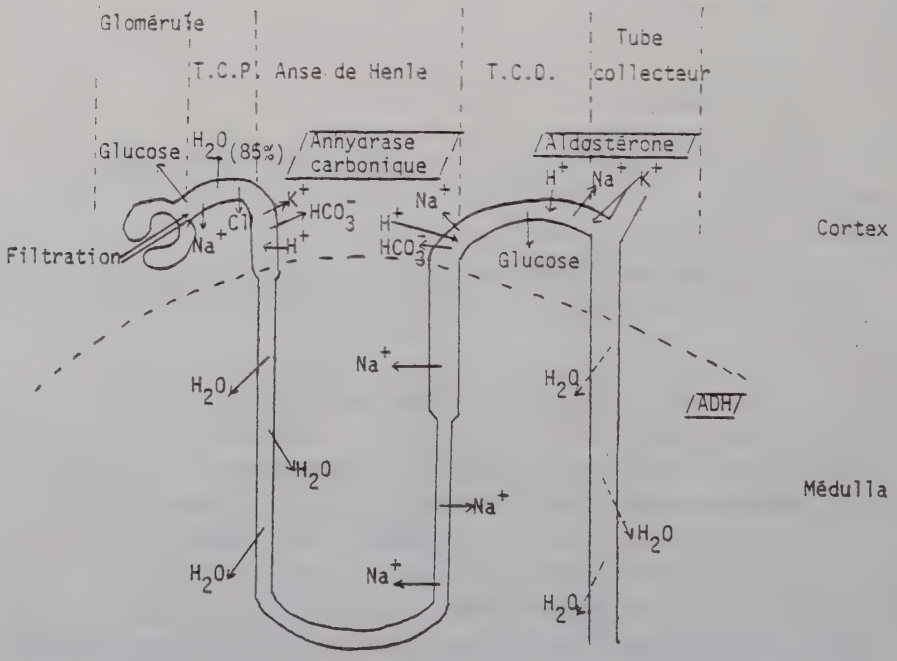


FIGURE 16 : SCHEMA DU NEPHRON ET DE SON FONCTIONNEMENT

- Au niveau du glomérule de Malpighi, la filtration se fait sous l'influence de la pression de filtration, résultante des pressions hydrostatique , oncotique et osmotique du plasma. Le filtrat glomérulaire est isotonique au plasma.

- Au niveau du tube contourné proximal, il y a une réabsorption importante d'ions Na^+, K^+, Cl^-, HCO_3^-, de glucose. 100 p.100 de potassium est réabsorbé, ainsi que 80 p.100 du sodium, 85 p.100 de l'eau est réabsorbée passivement, l'osmolarité rechangeant pas à ce niveau.

- L'anse de Henle est le siège de la concentration à contre courant. La branche ascendante est imperméable à l'eau et est le siège d'une réabsorption active de sodium ; il se crée ainsi une hypertonicité de la médulla, d'où appel d'eau de la branche descendante, dont la paroi est perméable à l'eau. Cette sortie d'eau est à l'origine d'une augmentation progressive de l'osmolarité, laquelle rediminue tout au long de la branche ascendante du fait de la sortie d'ions Na^+.

La longueur de l'anse de Henle est variable. La plupart des mammifères ont à la fois des néphrons à longue anse de Henle et des néphrons à courte anse de Henlé.

- Au niveau du tube contourné distal, il y a réabsorption active de glucose. Il y a réabsorption d'ions Na^+, échangés avec des ions H^+ qui sont excrétés en même temps que les bicarbonates sont réabsorbés, ceci sous l'influence de l'anhydrase carbonique. Les ions sodium sont également réabsorbés en échange avec l'excrétion d'ions potassium ; ceci se fait sous le contrôle du système rénine-angiotensine-aléostérone : le composition électrolytique du filtrat glomérulaire agit sur l'appareil juxtaglomérulaire qui libère la rénine ; celle-ci scinde l'angiotensinogène plasmatique en angiotensine II qui stimule la sécrétion d'aldosterone (hormone corticosurrénalienne). La libération d'aldosterone est également sous l'influence de volorécepteurs (oreillette droite) et de baro récepteurs (jonction thyrocarotidienne).

- Au niveau des tubes collecteurs de Bellini, l'urine redevient hypertonique au plasma. La paroi du tube est plus où moins perméable à l'eau, sous l'action de l'hormone antidiurétique (ADH). Le milieu étant à ce niveau concentré en sodium (c'est la medulla), l'osmolarité augmente de la même manière que dans la branche descendante de l'anse de Henle. l'A.D.H. est une hormone neurohypophysaire, dont la libération est contrôlée par l'hypothalamus

sous l'influence d'osmorécepteurs (carotide interne) et de volorécepteurs (oreillette gauche). La chaleur augmente la sécrétion d'A.D.H.

- D'autres facteurs hormonaux influent sur le volume urinaire :

. Les glucocorticoïdes ont un effet polyurique.
. Les hormones thyroïdiennes (T_3, T_4), en stimulant les oxydations accroissent l'eau métabolique et provoquent donc une polyurie.
. L'insuline accroit la réabsorption de glucose et donc d'eau.
. L'adrenaline, hypertensive, augmente la réabsorption tubulaire de l'eau.
. Les hormones sexuelles, d'une façon générale, augmentent la rétention d'eau et de sels de sodium.

On peut penser que les mammifères auront un pourcentage de longues anses de Henlé d'autant plus grand qu'ils vivent dans un milieu sec et concentrent davantage l'urine : ainsi, le dromadaire a-t-il de plus longues ans de Henlé que le Zébu.? Cela n'est cependant pas toujours vrai (57).

Espèces	Pourcentage de néphrons à longues anses de Herlé
Castor (Castor canadensis)	0
Psammomys	100
Dipodomys	27
Chien	100
Chat	100

Si l'absence de longues anses de Henle chez le castor n'est pas surprenant, il est surprenant d'en trouver 100 p.100 chez les carnivores domestiques, qui ne sont pas spécialement adaptés à la sécheresse. En ce qui concerne les deux rongeurs désertiques, s'il semble logique que les Psammomys aient 100 p.100 de néphrons à longues anses de Henlé, le cas du Dipodomys parait plus étonnant.

Si l'on étudie le régime alimentaire de ces deux rongeurs, on constate que la Psammomys, dans les conditions naturelles se nourrit de chenopodiacées (des genres Traganum et Salicornia), succulentes mais halophytes, dont la concentration en électrolytes atteint 900 mEq par litre. La longueur des anses de Henlé permet à l'animal de concentrer davantage les électrolytes ; c'est donc une bonne adaptation à la nourriture halophyte. Le Dipodomys, dans son milieu naturel, n'a pas de nourriture halophyte. D'autre part, les auteurs, en comparant les concentrations urinaires obtenues non pas au pourcentage de néphrons à longue anse de Henlé, mais à l'épaisseur relative de la médullaire pour mieux tenir compte des différences de taille, trouvent une relation plus logique.

On peut donc dire que de longues anses de Henlé ont une grande importance pour la concentration urinaire d'électrolytes. Mais ce n'est pas le seul facteur. En particulier, cela n'a pas d'influence sur la concentration en urée (57).

En ce qui concerne la régulation neuroendocrinienne, deux facteurs interviennent : le volume hydrique du corps et les électrolytes. Lorsque le volume diminue (par défaut d'apport, ou parce que l'eau est utilisée pour la thermolyse), l'action sur les volorécepteurs stimule la sécrétion d'A.D.H. par l'hypothalamus et donc diminue le volume d'urine. Une hyper osmolarité agit dans le même sens, concentrant ainsi l'urine. L'aléostérone, en agissant sur le rapport Na^+/K^+, permet, lors de déshydratation, une excrétion de potassium et une rétention sodée. C'est pourquoi les petits rongeurs, dont la nourriture est riche en sel, supportent très mal la déshydratation. Cette rétention sodée est indispensable à la réhydratation ultérieure de l'animal : le sodium, ion hydratant, représente le principal électrolyte du secteur intersticiel, et sa présence est nécessaire pour que la quantité d'eau perdue soit réabsorbée, afin de revenir à une pression osmotique normale.

Il y a donc opposition entre la nécessité d'économiser l'eau et celle d'excréter une grande quantité de sel. Il faut noter que les végétaux halophytes sont également succulents.

On peut penser que le taux sanguin d'ADH est plus élevé chez les mammifères désertiques. Ce serait le cas pour le rat Kangourou (6). K. Adamson et ses collaborateurs (1), étudiant le système hypothalamophysaire du dromadaire, ont trouvé une répartition de l'ADH différente de ce qu'il y a chez les autres mammifères (il y en a davantage dans le lobe postérieur), mais pas

de concentration supérieure. Pour B.D. Siebert et W.V.Mc Farlane (67), le rein des dromadaires serait plus sensible à l'ADH : une micro-unité par kilo suffit pour qu'il y ait une action.

Les mécanismes d'économie d'eau au niveau rénal rentrent dans le cadre général de la régulation du métabolisme de l'eau, qui sera étudié plus loin (cf. paragraphe 2.4.)

2.2.2. Les pertes fécales

Les fèces de la plupart des mammifères contiennent environ 2/3 d'eau. Lors de déshydratation, les fèces deviennent plus secs. Cependant, les mammifères de milieu aride ont normalement des fèces plus secs que les autres, et ils ont une capacité supérieure à les déshydrater lorsqu'ils manquent d'eau.

K. Schmidt Nielssen (59) a montré que chez le dromadaire, les fèces qui ont normalement 50 p.100 d'eau, n'en ont plus que 44 p.100 lorsque l'animal est déshydraté ; la teneur en eau n'est que de 45 p.100 chez le rat kangourou et de 40 p.100 chez la chèvre du Sinaï (66).

A. Schoen, étudiant le Dikdik (64), a montré que le pourcentage d'eau dans les fèces passe de 50 p.100 normalement à un tiers lorsque l'animal se déshydrate.

Espèces	Quantité d'eau (g.H_2O par 100 g Matière sèche	
	Animal hydraté	Animal déshydraté
Dromadaire (52)	109	78,7
Ane (52)	181	
Rat Kangourou (52)		83
Dikdik (66)	100	53
Homme (52)	200	

L'âne de Somali (32) ne déshydrate que très peu ses fèces lorsqu'il manque d'eau, mais il y a une diminution de la quantité émise, qui

est divisée par deux (il y a une baisse de la prise de nourriture). Cela représente également une baisse des pertes hydriques, mais beaucoup moins adaptée (elle ne peut persister longtemps sans graves inconvénients).

La coprophagie de certains rongeurs (36) représentent une récupération partielle de l'eau perdue dans les fèces.

Le mécanisme de contrôle neuroendocrinien de la récupération d'eau au niveau du colon n'est pas très bien connu. La synergie ADH-aldostéron favorise cette réabsorption. l'ADH a un effet inhibiteur des sécrétions digestives (riches en eau). Là aussi, le contrôle nerveux central se situe au niveau hypothalamique.

2.2.3. Les pertes dues à la lactation

Le lait de tous les mammifères contient environ 90 p.100 d'eau. Il y a donc une perte hydrique importante à la saison du part. Les adaptations concernant la reproduction seront étudiées plus loin (cf. paragraphe III).

2.3. Le " renouvellement " de l'eau

Il traduit l'importance de l'économie d'eau. Il s'agit de la quantité d'eau minimum que l'animal doit absorber (par l'eau de boisson, la nourriture ou l'eau métabolique) et perdre, de façon à être en équilibre hydrique tout en maintenant tous les mécanismes physiologiques. On l'a mesuré pour certains mammifères.

Espèces	Renouvellement hydrique ($ml/kg^{0,82} - j$)
Bovin (33)	222
Bubale (33)	116
Dikdik (64)	78,2
Oryx beisa (30)	70
Mouton de l'Ogaden (30)	197
Chèvre de Somali (30)	185
Dromadaire (30)	188
Gnou (30)	137
Elan (30)	213

Les quantités données doivent être relativisées. Elles dépendent en effet partiellement des conditions de vie et de la nourriture. L'ingestion d'eau salée augmente également ce renouvellement. Cependant, certains animaux sont beaucoup moins exigeants que les autres. Ce sont les mammifères les plus désertiques qui arrivent à vivre avec le moins d'eau. Certains n'ont pas besoin dans les conditions naturelles, de boire. Ils trouvent suffisamment d'eau (libre ou métabolique) dans leur nourriture. C'est le cas de nombreux petits rongeurs, de certaines antilopes (Addax, Oryx, Gazelle de Grant). Le détail de ces adaptations sera étudié dans la troisième partie.

Les mammifères domestiques ne peuvent vivre sans eau. Même le dromadaire, pourtant remarquablement adapté au milieu, doit boire. Certes, il peut rester de nombreux jours sans eau, mais alors il n'est plus en équilibre hydrique.

L'âne doit boire 3,52 p.100 de son poids par jour. Si il n'a pas à boire, il perd 2,5 p.100 de poids par jour. Dans les mêmes conditions, le dromadaire en perd 1 p.100 (59).

Cela nous conduit à poser le problème de la soif. Il s'agit d'un phénomène complexe ; elle est augmentée par l'adrénaline et l'angiotensine II (31). Il y aurait deux types de récepteurs : des récepteurs hypothalamiques osmosensibles et des récepteurs buccaux pharyngés : le dessèchement de la muqueuse buccale provoque la sensation de soif.

Cela nous mène à parler du contrôle nerveux du métabolisme hydrique.

2.4. Le contrôle neuroendocrinien du métabolisme de l'eau

Nous avons vu que les récepteurs sont de trois types :

. Osmo récepteurs hypothalamiques.
. Volorécepteurs cardiaques, qui agissent par l'intermédiaire du pneumogastrique.
. Barorécepteurs carotidiens.

Les "informations" sont centralisées au niveau de l'hypothalamus. Chez les mammifères désertiques, la pars intermédia serait plus développée que chez les autres (7). Ainsi, elle représente 18 p.100 du volume chez le

dromadaire contre 3 p.100 chez le mouton. Lors de déshydratation, il y a une augmentation de l'activité neurosecrétoire de l'hypothalamus. Lorsque le dromadaire vit sans eau, il y aurait une involution de la pars intermédia consécutive à l'hyperactivité de l'hypothalamus sécrétoire, avec augmentation de volume du lobe postérieur (7). l'ADH est alors sécrétée en plus grande quantité. Elle est également stimulée par la chaleur (thermo récepteurs cutanés ou centraux).

Lors de déshydratation rapide, il y a une vasoconstriction veineus sous l'action du système sympathique, puis ultérieurement appel d'eau du secteu intersticiel vers le secteur plasmatique. C'est là qu'intervient l'importance des électrolytes.

Le système hypothalamo-hypophysaire contrôle pratiquement toutes les sécrétions humorales.

Lors de déshydratation, les cellules gonadotropes ont une activité moindre. L'activité thyroïdienne baisse également, avec diminution de la quantité d'iode captée. Cela a pour conséquence une baisse du métabolisme, donc une économie des pertes d'eau.

Le fonctionnement des glandes surrénales est également sous le contrôle du système hypothalamo-hypophysaire. Une baisse de la sécrétion des glucocorticoïdes permet une économie d'eau, par baisse de la glycosurie. Nous avons vu le rôle des minéralocorticoïdes, en particulier l'aldostérone, sur l'équilibre hydrique, par rétention des ions hydratants.

Le pancréas endocrine est également sous le contrôle du système sympathique ; une déshydratation influe sur l'activité des cellules sécrétives, les fibres adrénergiques exacerbant le fonctionnement des cellules α, et les fibres cholinergiques, celui des cellules β (45). Il y a sécrétion d'insuline (7), avec hypoglycémie et réabsorption tubulaire de glucose, donc d'eau.

Les échanges liquidiens entre le plasma et le secteur intersticiel sont sous le contrôle du système sympathique : l'adrénaline provoque une contraction des sphincters précapillaires et facilite ainsi le drainage de l'eau intersticielle vers le secteur plasmatique.

Les échanges entre le secteur cellulaire et le secteur interstitiel se font sous l'influence d'une activité propre de la membrane cellulaire qui permet le maintient du secteur intracellulaire.

Le métabolisme de l'eau résulte donc d'un ensemble de possibilités dépendant de la physiologie cellulaire (7). Toutefois, il y a un contrôle et une coordination centrale qui se trouve au niveau hypothalamique. C'est par conséquent là que se trouve l'adaptation des mammifères au milieu aride.

Ces mammifères sont adaptés à une économie maximale d'eau, par une diminution des pertes urinaires, fécales, et des pertes par thermolyse (cf. paragraphe I). Lorsque les conditions sont telles qu'ils se déshydratent malgré tout, ils sont, pour la plupart, capables de résister à des pertes hydriques très importantes. Pour cela, ils doivent avoir un minimum d'électrolytes, en particulier les ions sodium Na^+, très hydratants. Mais lorsqu'ils doivent ingérer une quantité importante de ces électrolytes, ils sont mieux adaptés que les mammifères tempérés à l'excréter sans se déshydrater.

III.- La reproduction

Cette fonction est défavorisée en milieu aride; en effet :

- la lactation, mode de nutrition des nouveaux-nés, représente une perte d'eau importante, dans un milieu où elle manque.

- la croissance des jeunes, même après le sevrage, nécessite une nourriture relativement abondante.

- les températures élevées dépriment les fonctions sexuelles et la fertilité.

La spermatogénèse est fortement diminuée à 40°C chez la plupart des espèces de mammifères, en particulier domestiques (12,45,75). Le principal mode de lutte contre cela est constitué par le plexus pampiniforme. Les mâles des espèces de mammifères désertiques doivent être moins sensibles aux fortes températures.

La fertilité des femelles est également plus faible (4). Ainsi, chez le zébu, la durée de l'oestrus est plus courte que chez les bovins tempérés (environ 16 h au lieu de 24 à 36 h). G.H. Scott et F. Wierama (65) ont mesuré la fertilité de vaches en milieu tropical, avec deux groupes, l'un pouvant aller à l'ombre, l'autre ne le pouvant pas. Les fertilités étaient respectivement de 58 p.100 et 35 p.100. Les femelles ne pouvant aller à l'ombre avaient un taux sanguin de progestérone beaucoup plus bas, notamment entre le 9ème et le 13 ème jour du cycle. Dans l'ensemble, toutes les hormones ont un taux plus faible durant les périodes les plus chaudes.

L'oestrus et la gestation nécessitent de l'énergie. Les veaux des zébus ont un poids plus faible que les veaux de vaches tempérées de poids semblable. L'activité ovarienne peut totalement cesser lorsque les conditions sont trop dures (68,75). On a vu, durant les périodes de sécheresse au Sahel, des femelles zébus ne pas avoir de chaleurs pendant deux à trois ans. Les fonctions de reproductions sont contrôlées par le système hypothalamo-hypophysaire, lequel " perçoit " les conditions du milieu, température et humidité. Les mammifères de milieu aride se reproduisent de manière saisonnière, la parturition coïncidant avec la saison des pluies, où les conditions sont plus favorables : l'eau est plus abondante, et la croissance des plantes est source de nourriture.

Ainsi le dromadaire, dont la gestation est de 12 mois, a la chaleur en saison des pluies. Les bovins, quant à eux, semblent avoir une fécondité plus accentuée en début de saison sèche, les naissances ayant ainsi lieu en saison des pluies.

Les gazelles et autres antilopes naissent en début de saison de pluies (9), le rut ayant lieu en des moments variables selon la durée de gestation.

Le photopériodisme circadien qui varie selon la saison, influe sur la fonction de reproduction, par l'intermédiaire du mesencéphale (15).

La présence de sel dans l'eau où l'alimentation pose également des problème de reproduction. Une étude a été faite par B.S. Potter et G.H. Mc Intosh (39) sur les ovins. De l'eau de boisson à 1 p.100 où 1,3 p.100 de NaCl augmente le taux de mortinatalité. Les glandes surrénales des agneaux ont un poids supérieur à la moyenne : l'augmentation de sécrétion de progestérone aurait un rôle dans l'élimination rénale de sodium. Les végétaux halophytes dans l'alimentation des herbivores désertiques représentent donc un problème supplémentaire à résoudre.

En résumé les mammifères, quels qu'ils soient, résistent aux conditions arides du milieu par des adaptations communes à la plupart des familles. La subdivision en régulation thermique, métabolisme de l'eau et reproduction est nécessaire mais arbitraire car il y a interdépendance entre l'ensemble des facteurs et celui des adaptations. En pratique, la régulation thermique se fait partiellement par pertes d'eau, l'une des principales adaptations de cette régulation consiste justement en une économie d'eau, par la possibilité d'hyperthermie passive. De plus, les mêmes facteurs modifient la régulation thermique et le métabolisme hydrique.

Ces adaptations sont en fait la somme de phénomènes nerveux, hormonaux et métaboliques, lesquels sont coordonnés au niveau du système nerveux organo-végétatif : l'hypothalamus.

On peut les résumer par le schéma de la page suivante

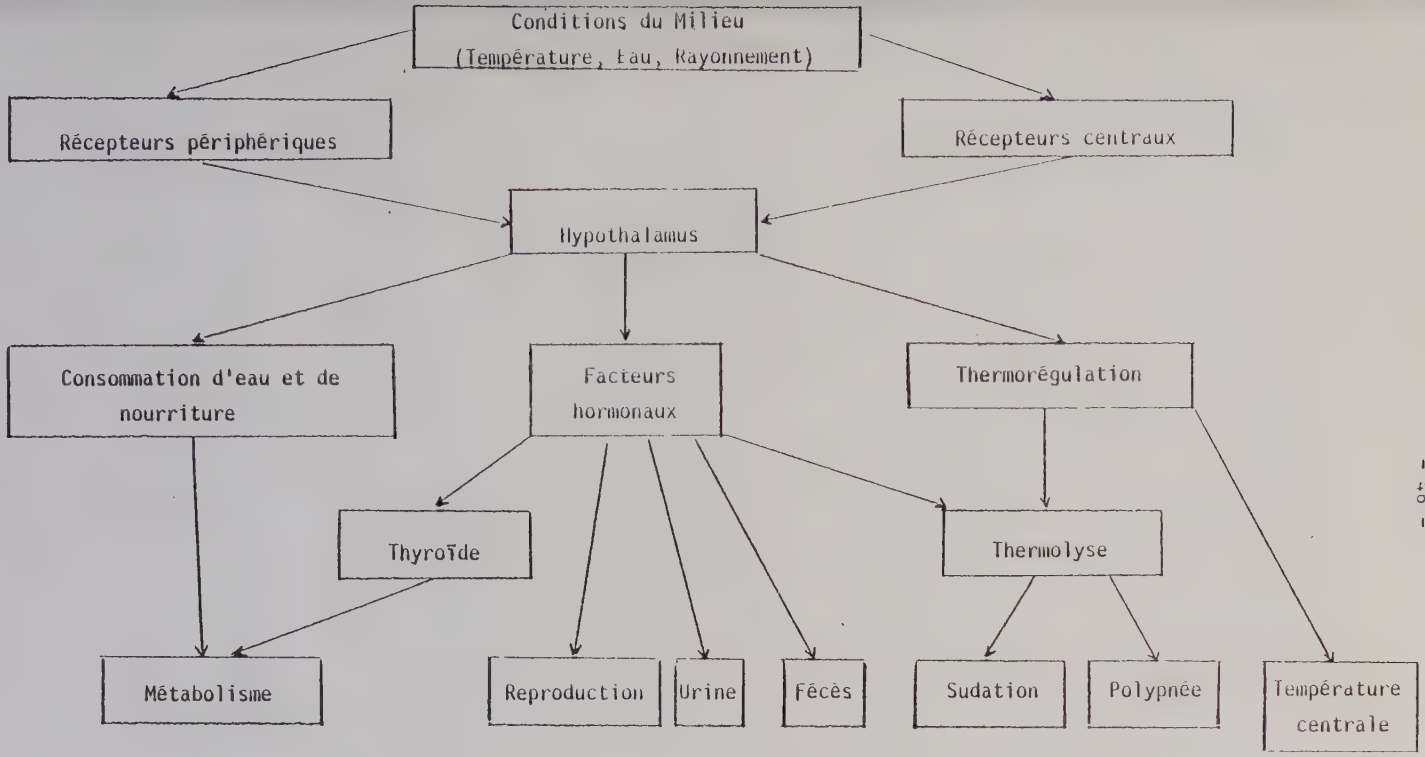
Il a été montré, chez certains rongeurs (15) que le rythme circadien influe considérablement sur les fonctions végétatives.

Ces adaptations forment un tout. Elles sont héréditaires.

Toutefois, il faut apporter quelques nuances au caractère hériditaire. En effet, certains mammifères tempérés placés en milieu aride peuvent acquérir une certaine adaptation. C'est le cas de bovins dont les cycles oestraux apparaissent au bout de quelques temps. De même, la régulation thermique s'adapte légèrement durant les deux ou trois premières semaines passées dans le milieu. Mais cette possibilité est très limitée, et on peut considérer que les adaptations au milieu sont d'origine génétique.

Le rôle du pelage, non évoqué dans le schéma récapitulatif, a également une origine génétique.

Cependant, dans ces adaptations générales au milieu, nous avons vu qu'il y avait des différences entre espèces. Ainsi, certaines sont mieux adaptées que d'autres pour concentrer l'urine, tandis que d'autres sont adaptées à une hyperthermie adaptatrice, ou à une thermolyse par évaporation d'eau, soit par sudation, soit par polypnée...


Conditions du Milieu
(Température, Eau, Rayonnement)
Récepteurs périphériques
Récepteurs centraux
Hypothalamus
Consommation d'eau et de nourriture
Facteurs hormonaux
Thermorégulation
Thyroïde
Thermolyse
Métabolisme
Reproduction
Urine
Fécès
Sudation
Polypnée
Température centrale

Ceci n'est pas étonnant, vu la dispersion de ces espèces dans la classification des mammifères, leurs différences morphologiques, de comportement, de mode de vie... Toutes ces différences permettent des adaptations spécifiques à une espèce, où plus souvent une famille de mammifères. C'est ce que nous allons étudier maintenant.

TROISIEME PARTIE

LES ADAPTATIONS PARTICULIERES

Selon les espèces de mammifères, il y a bien sur des différences morphologiques, mais aussi dans le mode de vie, l'alimentation, la physiologie. Nous allons étudier les principales familles de mammifères dont certaines espèces vivent en milieu aride. Nous allons donc séparer cette troisième partie en quatre chapitres :

- Les ruminants mammifères de grande taille, sont relativement nombreux dans ces milieux.
- Les rongeurs sont également nombreux.
- Les léporidés : il y a certains représentants en Arizona.
- Les marsupiaux ne vivent qu'en Australie, mais certains se trouvent dans des régions assez arides.

I.- Les Ruminants

La plupart des mammifères domestiques de ces régions sont des ruminants : bovins, ovins, caprins, mais aussi le dromadaire, la principale exception étant l'âne, mais nous avons vu tout au long de la seconde partie qu'il n'était quand même pas aussi bien adapté que les autres.

On peut définir deux caractéristiques à ces animaux : ce sont des ruminants, donc des mammifères dont la physiologie digestive est particulière ; nous essaieront de voir si cela peut représenter une adaptation au milieu. Ce sont également des animaux dont la taille, si elle est variable, est relativement élevée pour des mammifères vivant dans des régions ou de nombreux animaux sont souterrains, donc de petite taille.

Les Antilopes vivant dans ces milieux y représentent l'essentiel des mammifères sauvages n'ayant pas de vie souterraine. Ce sont aussi des ruminants. Nous allons donc voir successivement les adaptations qu'ils peuvent tirer de l'état de ruminant, puis les adaptations morphologiques et éthiologiques de ces différents ruminants.

1.1. Le problème de la rumination

Le rumen et son contenu représentent une masse très importante où se passent des fermentations génératrices de chaleur. Cela semble donc être un handicap dans un milieu chaud, lorsque l'animal doit limiter sa thermogenèse endogène.

Cela permet peut être de résister relativement mieux que les monogastriques à un manque prolongé de nourriture, la synthèse microbienne pouvant servir de "régulateur" des apports nutritifs. Toutefois, les fermentations bactériennes sont influencées par la température, et il y a donc des modifications des substances synthétisées.

Une trop forte chaleur entraine d'abord une baisse de la prise de nourriture, puis une cessation de la rumination. Il faut donc voir quels sont les facteurs de l'appétit chez les ruminants.

Les acides gras volatils (acide acétique, acide butyrique et acide propionique) ont un rôle important dans la physiologie digestive des ruminants .R.M. Yousri (77, 78) a fait des études chez les ovins : lors d'augmentation de température, il y avait baisse de la prise de nourriture et en même temps accroissement du taux des acides gras volatils. Il pense que cela peut être dû à une baisse d'absorption.

M.Focant, F. Gallovin et M.Leclercq (46), étudiant la chèvre, ontmontré que par injection intraveineuse ou intraruminale d'acides gras volatils,il y avait inhibition de la rumination, plus prolongée par la voie intraveineuse.

L'accroissement de température, un taux élevé d'acides gras volatils et une cessation d'appétit et de rumination sont donc liés. Mais cela ne semble pas représenter une adaptation meilleure que les monogastriques.

S. Trato, Y. Sasaki et T. Tsuda (46) ont étudié l'influence de l'osmolarité du rumen sur la prise de nourriture du mouton. Lorsque l'osmolarité baissait de 33 p.100 (résultante d'une baisse de 35 p.100 du sodium et de 31 p.100 de potassium), l'ingestion de nourriture était accrue de 22 p.100. Ils ont alors étudié l'effet séparé de ces constituants. Une baisse de 11 p.100 de l'osmolarité accompagnée d'une hausse de 80 p.100 du potassium entraine

une diminution de 16 p.100 de la prise de nourriture. Par contre, une osmolarité constante mais avec une hausse de 58 p.100 du sodium est responsable d'une baisse de la prise de nourriture. Les principaux électrolytes dans le rumen ont donc un rôle certain dans la régulation de la quantité de nourriture ingérée, donc sur la thermogénèse endogène. Mais les auteurs n'ont pu démontrer le mécanisme exact.

Une autre particularité de la physiologie digestive des ruminants est de pouvoir utiliser l'azote non protéique sous forme d'urée. Il y a ainsi un recyclage de l'urée, qui est renvoyée dans le tube digestif par l'intermédiaire de la salive. Cela représente un avantage considérable dans un milieu où l'on manque d'eau, car l'urée réutilisée par le tube digestif n'a pas besoin d'être éliminée par les reins.

Cependant, on distingue des différences entre les espèces, en ce qui concerne la réutilisation de l'urée. Le dromadaire, qui n'est pas un vrai ruminant, semble mieux adapté. K.Schmidt Nielssen (53) estime que moins de 10 p.100 de l'urée est excrétée chez le dromadaire. B. Emmanuel (46) a comparé le dromadaire et les vrais ruminants. Il a fait une cinétique de la dégradation de l'urée en utilisant de l'urée marquée au carbone 14. Il obtient les résultats suivants :

Espèces	Dégradation de l'urée ($g\text{-}h^{-1}$) / Entrée de l'urée ($g\text{-}h^{-1}$)	Azote de l'urée dégradée ($g\text{-}j^{-1}$) / $kg^{0,75}$
Ovin	49,6	0,41
Caprin	46,3	0,39
Bovin	47,3	0,48
Dromadaire	73,9	0,57

Il y a donc chez le dromadaire une dégradation, donc une utilisation plus importante de l'urée. Cela diminue d'autant la quantité d'urée à éliminer par l'urine.

B. Emmanuel a également montré que, du point de vue des corps cétoniques, le dromadaire est parfois plus proche des monogastriques que des

ruminants. Les différences anatomiques des préestomacs du dromadaire (cf. paragraphe 12) ont un rôle métabolique et physiologique, mais celui-ci est mal expliqué.

L'urée est-elle réabsorbée au niveau rénal chez les ruminants, et plus particulièrement chez le dromadaire ? K. Schmidt Nielssen (53,55) l'a suggéré. Il a étudié la clearance de l'urée chez le dromadaire nourri avec des régimes variés, plus ou moins riches en protéines. Lors de régime faible en protéines, la clearance de l'urée diminue. De l'urée intraveineuse n'est pas excrétée : elle est donc réutilisée. Il ne trouve pas de preuve de réabsorption active, et pense qu'il y a réabsorption selon un mécanisme sans doute indépendant du taux d'urée dans le plasma.

B. Schmidt Nielssen et R. O'Dell (56), étudiant les ovins, suggèrent la possibilité d'une réabsorption active d'urée au niveau de la branche ascendante de l'anse de Henle.

J.L. Cloudsley-Thompson (9) parle également de récupération de l'urée chez le dromadaire. Cette réabsorption rénale d'urée, si elle est probable, n'a pas été prouvée et on ne sait pas par quel mécanisme, actif ou passif, elle se ferait.

G.E. Folk (15) suggère qu'il y a une régulation active de la filtration d'urée chez le dromadaire.

1.2. Les adaptations morphologiques et comportementales

Les mammifères vivant en milieu aride sont adaptés à la marche. Il s'agit d'animaux élancés, hauts sur pattes. Les déplacements longs sont en effet nécessaires pour survivre, la nourriture et l'eau étant très dispersées. C'est le cas du dromadaire, des antilopes, mais aussi des bovins (les zébus sont plus élancés que les taurins) et les petits ruminants (les ovins et caprins sahéliens sont beaucoup plus hauts que leurs homologues tempérés ou équatoriaux.).

Dans le cas des espèces ayant des représentants en climat tempéré, les races de milieu aride sont plus petites. La thermogénèse endogène est ainsi moindre. Les ovins et caprins, s'ils sont plus hauts que les petits ruminants européens, sont moins lourds. Les zébus sont moins lourds que les bovins de climat tempéré.

Ces mammifères ont des "appendices" développés. Nous avons vu (cf. première partie) les oreilles plus grandes chez les petits ruminants et

le fanon du zébu. Les cornes sont aussi souvent plus développées : c'est le cas des chèvres et des zébus (en particulier les races peules). Les antilopes désertiques ont des cornes développées.

Certains de ces mammifères ont des réserves adipeuses importantes leur permettant de résister à la saison sèche. Ces réserves sont visibles morphologiquement. La bosse du dromadaire est bien connue. Elle a longtemps été interprétée comme une réserve d'eau. En fait, l'eau obtenue par métabolisation de la graisse est inférieure à la quantité d'eau perdue au niveau du système respiratoire pour l'obtention de l'oxygène nécessaire à l'oxydation de la graisse (53). La bosse est donc une adaptation aux longues périodes sans nourriture.

La bosse du zébu peut être interprétée dans le même sens.

Certaines races de moutons nord-africains ou asiatiques ont une queue très grasse. Elle peut peser plusieurs kilos et représenter plus de 10 p.100 du poids de la carcasse.

- LE DROMADAIRE, mammifère domestique de loin le mieux adapté au milieu aride, présente certaines adaptations particulières. Il a des sabots larges, ce qui facilite la marche sur le sable. Les narines peuvent se fermer, ce qui empêche le sable d'y rentrer. De même, les yeux sont protégés par des cils longs et fournis. La muqueuse buccale est assez kératinisée, ce qui est une adaptation à la nourriture épineuse (c'est également le cas des chèvres).

Au moment le plus chaud de la journée, le dromadaire se couche, le corps orienté dans le sens des rayons du soleil et les pattes repliées sous lui : il présente ainsi le moins de surface possible exposée aux rayonnements. Il a des cals placés au niveau des points d'appui : ces cals sont héréditaires.

L'estomac du dromadaire est particulier. Le rumen possède, latéralement, des diverticules baptisées longtemps poches à eau. Les premiers auteurs qui les avaient étudiées y avaient décrit des "cellules aquifères" et pensaient qu'il s'agissait là d'une réserve hydrique. En fait, le contenu de ces diverticules n'est pas plus riche en eau que le reste du contenu ruminal. Les "cellules aquifères" ne sont que des glandes sécrétives. Mais leur rôle exact n'est pas bien élucidé.

Le troisième compartiment gastrique (feuillet des autres ruminants a une anatomie particulière du dromadaire. Il est subdivisé en deux parties. La portion initiale présente une structure semblable à celle du réseau, mais elle en est séparée par un étranglement comme dans le cas des autres ruminants. La deuxième partie est intestiniforme ; On y voit de nombreux plis longitudinaux plus ou moins anastomosés. Nulle part il n'y a la structure classique du feuille des ruminants. La muqueuse de la partie initiale est à épithélium stratifié parimenteux, comme celle du réseau ; il n'y a pas de sécrétions glandulaires. Dans la deuxième partie, intestiniforme, il y a un épithélium glandulaire sécrétoire ; la sécrétion est différente des sécrétions de la caillette.

Les différences anatomiques de l'estomac du dromadaire ont certainement un rapport avec les différences physiologiques et métaboliques observées (cf. paragraphe 11). Mais on ne sait pas exactement de quelle manière.

- LES BOVINS présentent des différences de comportement. Les zébus, adaptés au milieu aride, se mettent d'instinct beaucoup plus souvent à l'ombre que les taurins (19).

- LES ANTILOPES ont été beaucoup moins étudiées que les ruminants domestiques. Elles doivent se procurer, par elles-mêmes, une eau et une nourriture rare.

Les gazelles et autres antilopes désertiques sont adaptées à une course rapide ; elles peuvent atteindre 70 à 80 $km\text{-}h^{-1}$. Elles parviennent ainsi à parcourir de grandes distances en peu de temps. Cela est nécessaire dans un milieu où l'eau et la nourriture sont très espacées.

Les besoins en eau de boisson sont très variables selon la capacité de l'animal à réduire les pertes hydriques et la quantité d'eau libre qu'il peut trouver dans sa nourriture. C.R. Taylor (72) a calculé quels étaient les besoins minimum en eau de certains bovidés. Ramené au poids métabolique, les moins exigeants sont l'Oryx et les Gazelles (Antilopes les plus désertiques). Cependant, elles ont besoin de 1 à 2 litres d'eau par jour. Cette eau ne peut leur être fournie que par la nourriture, puisqu'elles vivent des des régions sans eau. C.R. Taylor (71,73), les observant, remarque qu'elles se nourrissent beaucoup de végétaux du genre Disperma. Ceux-ci, en plein midi, contiennent 2 p.100 d'eau. Il les a étudié en laboratoire en les soumettant à des conditions variées.

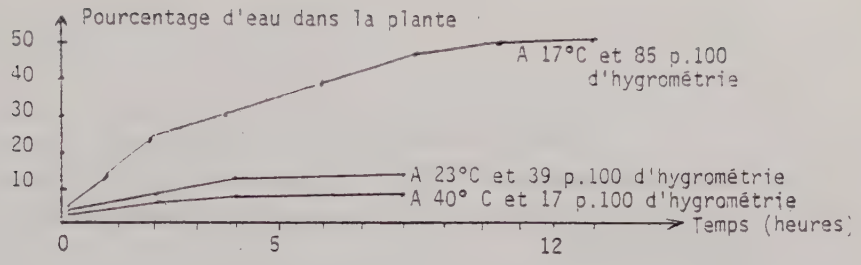


FIGURE 17 : HYGROSCOPIE DE DISPERMA SP. SOUMIS A DIVERSES CONDITIONS (D'après C.R. Taylor (71)).

Lorsque la température est relativement élevée (23°C et 40°C) l'hygrométrie ne dépasse pas 40 p.100.

On voit donc que dans les conditions qui sont celles du milieu la nuit, les plantes arrivent à contenir presque 50 p.100 d'eau. C'est suffisant pour que ces Antilopes couvrent leurs besoins hydriques. Il faut pour cela qu'elles mangent essentiellement en fin de nuit : c'est ce qu'elles font. D'autres Antilopes, celles que la Gazelle Dorcas (16,17), couvrent leurs besoins hydriques par des plantes succulentes. Si elles n'en ont pas à leur disposition, elles doivent boire.

D'autres, vivant dans un milieu relativement plus favorable, peuvent couvrir leurs besoins en eau si elles ont des feuilles d'arbres à leur disposition. En effet, les feuilles d'Acacia contiennent environ 60 p.100 d'eau. C'est le cas de l'Impala (22) et de l'Elan (73). Sinon, elles doivent boire.

Certains ruminants sont donc très bien adaptés au milieu aride. Il s'agit de mammifères sauvages, et parmi les mammifères domestiques, le dromadaire. La physiologie digestive particulière de ces animaux a certainement un rôle, mais les particularités de l'anatomie digestive du dromadaire semblent présenter des adaptations supérieures, si l'on se réfère à son milieu de vie.

Il s'agit de mammifères de grande taille : ils ont donc une thermogénèse relativement plus faible que celle des rongeurs, et perdent relativement moins d'eau pour la thermolyse. Ils ne peuvent, comme les mammifères de

petite taille, s'échapper sous terre au moment de la journée où les conditions sont les plus dures. Mais une partie de leur activité, concernant surtout la nourriture, est nocturne.

Certains, les mieux adaptés, sont capables de vivre en ne buvant pratiquement jamais.

II.- Les rongeurs

Dans tous les déserts (Australie, Arizona, Sahara, Namibie...), il y a de nombreux rongeurs. Il s'agit d'animaux de très petite taille (quelques dizaines de grammes à une centaine de grammes). Ils ont un certain nombre de caractères en commun.

- Le mode de locomotion : que ce soit le rat kangourou, la gerboise ou la gerbille, ils se déplacent par bonds, comme les kangourous. Nous verrons (cf. paragraphe IV) qu'il s'agit d'un déplacement économe d'énergie.

- Ils ont une bulle tympanique très développée. On peut penser qu'il s'agit d'une meilleure perception des sons lointains, qui se propagent bien dans ces milieux.

- Leur petite taille représente un handicap en milieu aride. En effet la thermogénèse est relativement plus importante, et la thermolyse représente une perte d'eau importante. Nous avons vu (cf.deuxième partie, paragraphe 13) qu'ils ont des possibilités très limitées d'hyperthermie adaptative. Ils risquent donc une déshydratation très importante. Ils ne parviennent à y échapper qu'en se réfugiant tout le jour dans des terriers, d'où ils ne sortent que la nuit, lorsque les conditions sont meilleures.

Les conditions climatiques du terrier ont été étudiées par K.Schmidt Nielssen et ses collaborateurs (48,58). Ils ont étudiés Dipodomys spectabilis, rongeur de l'Arizona. Son terrier va à une profondeur d'environ 30 centimètres. Ils ont pu étudier la température et l'hygrométrie grâce à des enregistreurs qu'ils fixaient à la queue des animaux (capturés à la sortie des terriers, puis relachés). A cette profondeur, les variations de température du sol sont environ de 1°C. La température du terrier ne varie pas beaucoup plus. De plus, elle est nettement inférieure à la température externe. En été, elle est environ de 31° C pour Dipodomys spectabilis, 29° C pour Citellus tereticaudus et 31° C pour Neotoma albigula, soit environ 30° C en moyenne, alors que dehors

la température est de 40° C et peut dépasser70° C au sol.

Le degré hygrométrique est à peu près constant et égal à 30 à 40 p.100, soit cinq fois plus élevé que le degré hygrométrique extérieur durant la journée. W. Louw (29), étudiant la Gerbille de Namibie (Gerbillus paeba), a constaté qu'elle protège, durant la journée, l'entrée de son terrier avec une feuille, souvent une feuille d'Acanthasicyos horrida.

Tous ces rongeurs, en menant une vie strictement nocturne, parviennent à échapper partiellement aux conditions climatiques. Toutefois, il y a des exceptions : Citellus leucurus sort dans la journée (59), mais pendant très peu de temps, et il réintègre très vite son terrier où la température est inférieure à 27° C. De plus, pendant la saison la plus chaude, il estive, formant ainsi le moins possible de thermogénèse endogène.

Un autre rongeur de l'Arizona, Spermophilus tereticaudus, sort également, pendant de courtes périodes diurnes, de son terrier (76).

D'autres rongeurs, du genre Neotoma (Neotoma lepida et Neotoma fuscipes), sont nocturnes, mais ne vivent pas dans la journée dans de véritables terriers. Il s'agit plutôt de nids (76). Ils se trouvent donc dans des conditions relativement défavorables. Cependant, ils vivent dans des régions où les conditions de température et d'humidité sont meilleures, et la végétation plus abondante, que les autres rongeurs désertiques.

Tous ces rongeurs vivent sans boire. Ils doivent donc assurer leur équilibre hydrique de deux façons : soit par une nourriture riche en eau, soit par une économie d'eau très poussée.

- Une nourriture riche en eau : elle peut être végétale ou animale.

° Végétale - surtout par les cactus ou les chenopodiacées.

Les Néotoma se nourrissent beaucoup de cactus, en particulier Opuntia fulgida (58). Ils forment 90 p.100 de leur nourriture. Ils arrivent à s'approcher de la plante, malgré les épines (qui empêchent le rat blanc, par exemple, d'approcher).

Citellus leucurus mange également beaucoup de cactus : ils forment 60 à 80 p.100 de leur alimentation, le reste étant constitué d'insectes ou de

reptiles. Ils peuvent boire de l'eau salée : jusqu'à 1.5 fois la concentration de l'eau de mer.

La Gerbille de Namibie (29), qui vit dans des conditions très dures, ne peut survivre qu'en consommant des plantes succulentes, en particulier Trianthema hereroensis. Celle-ci ne peut pousser que grâce à l'eau amenée par les brouillards nocturnes, relativement fréquents. L'animal stocke la plante dans son terrier.

Les chenopodiacées sont à la fois succulentes et halophytes. Elles sont utilisées comme nourriture par certains rongeurs, tels que Dipodomys microps (24).

Le rat des sables (Psammomys obesus), qui vit en Afrique du Nord, a également des végétaux halophytes comme base de son alimentation. Mais il arrive à excréter une urine quatre fois plus concentrée que l'eau de mer, et il parvient à maintenir son poids en buvant de l'eau aussi concentrée que l'eau de mer. Certaines de ces plantes (Traganum nudatum et Suaeda mollis) sont riches en acide oxalique : l'animal doit être capable de le métaboliser.

• Animale - surtout par les rongeurs dont le régime est essentiellement carné Il se pose donc pour eux le problème de l'élimination de l'urée. Il faut qu'il trouve pour cela suffisamment d'eau dans son alimentation. C'est le cas, les produits animaux étant riches en eau. Onchomemys torridus, rongeur américain, est surtout insectivore. Des analyses du contenu stomacal (50) ont permis de constater que 79 p.100 de sa nourriture est constituée d'insectes (qui contiennent 70 à 80 p.100 d'eau).

- Une économie d'eau poussée

Le modèle de ces rongeurs est Dipodomys merriani, très étudié par K. Schmidt Nielssen (49,50). Il vit sans eau, à condition que son régime alimentaire ne soit pas trop riche en protéines. Il peut excréter une urine plus concentrée que l'eau de mer, mais ne peut pas en boire. Dans les conditions naturelles, il se nourrit de graines dont la teneur en eau est inférieure à 10 p.100, et il ne boit pas. Les graines sont stockées dans le terrier, où l'hygrométrie ambiante accroit leur teneur en eau.

Son équilibre hydrique a été étudié en laboratoire, avec un régime dont la composition était proche de la nourriture normale (cf.fig.18).

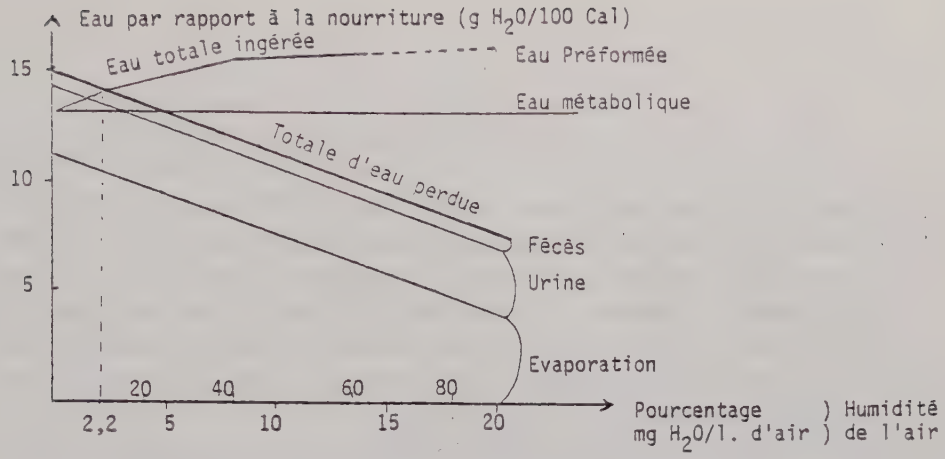


FIGURE 18 : EQUILIBRE HYDRIQUE DE DIPODOMYS MERRIAMI
(D'après K.Schmidt Nielssen (49)).

L'animal est donc en équilibre hydrique lorsque l'air contient 2,2 mg d'eau par litre d'air, soit une humidité relative de 10 p.100. Certes, la nourriture naturelle est différente de celle de laboratoire, et l'eau acquise est peut être légèrement différente, mais le degré hygrométrique du terrier est de 30 p.100. L'animal peut donc très bien vivre sans boire, avec une nourriture contenant moins de 10 p.100 d'eau, dans un milieu aride ; il s'agit d'une adaptation remarquable.

III.- Les léporidés

Certains vivent dans des régions très arides, en particulier en Californie. Deux d'entre eux, Lepus alleni et Lepus californicus ont été étudiés par K. Schmidt Nielssen et ses collaborateurs (47). Le premier vit dans le sud de l'Arizona, très aride. Le second vit plus au nord, dans des conditions moins dures.

Ce sont des animaux de taille relativement faible : ils pèsent 2 à 3 kgs. Ils sont donc plutôt défavorisés par rapport aux grands mammifères (Antilopes par exemple). Ils ont une thermogénèse assez importante et la thermolyse est une source importante de perte d'eau. Celle-ci représenterait une perte de poids de 9 p.100 par heure si la thermolyse se faisait par évaporation d'eau). Or ces lièvres vivent dans une région où il n'y a pas d'eau. Ils peuvent légèrement augmenter leur température centrale, mais ils n'ont pas en ce domaine de capacité exceptionnelle : en laboratoire, on a constaté des températures

rectales d'environ 42° C.

Ils perdent une partie de leur chaleur par évaporation ; dans les conditions naturelles, ils perdraient environ 1,2 p.100 de leur poids par heure pendant les six heures les plus chaudes de la journée. Cette différence avec les 9 p.100 théoriques est due à l'hyperthermie et à la thermolyse dans perte d'eau, dont nous parlerons plus loin. Mais il est probable que, dans la nature, la perte est inférieure. Les animaux ont une activité nocturne. Dans la journée, ils essaient de s'abriter le plus possible des rayonnements. Mais ils n'ont pas de terriers. K. Schmidt Nielssen (59) suggère qu'ils passent la journée à l'abri d'un tronc, d'un buisson, dans un creux du sol... Ils arrivent ainsi à survivre.

En ce qui concerne la couleur, ils sont assez clairs, en particulier le ventre de Lepus alleni, l'espèce la plus désertique.

Les oreilles ont une importance fondamentale pour la thermolyse sans perte d'eau. Cela est particulièrement vrai pour Lepus alleni : chez ce lièvre, la superficie des oreilles représente environ 1/4 de la surface du corps Ces oreilles sont donc très grandes, mais minces, et cela a un grand rôle dans la régulation thermique.

Le jour , les rayonnements reçus par les oreilles ne sont que partiellement absorbée. Une partie (environ la moitié) " traverse " les oreilles et ne sont pas une source de thermogénèse exogène. De plus, il existe à la base des oreilles des mécanismes vaso constricteurs limitant la circulation sanguine.

Durant la nuit, il y a une vasodilatation et les oreilles, par leur surface, émettent alors un rayonnement important.

Ce sont donc des mammifères défavorisés par leur petite taille, et qui arrivent, sans se réfugier dans un terrier, à vivre en milieu aride.

IV.- Les marsupiaux

Ces mammifères très particuliers, notamment en ce qui concerne la reproduction , vivent essentiellement en Australie, souvent dans des régions très arides. Dans ces zones, les marsupiaux appartiennent surtout à la famille des Macropodinae (46). Ils ont un préestomac tubulaire volumineux : la synthèse microbienne permettrait, comme pour les vrais ruminants

(cf. paragraphe I), de supporter mieux le manque de nourriture éventuel. Ils ont la possibilité de boire régulièrement.

4.1. La régulation thermique

Elle est légèrement plus faible que celle des Euthériens. Elle semble être remarquablement constante. Ainsi pour le Kangourou rouge (Megaleia rufa) et l'Euro (Macropus robustus), étudiés par T.J. Dawson (11), elle est normalement de 35,5° C ; lorsque les animaux sont soumis à une température ambiante de 45° C, elle ne dépasse pas 37,7 ° C. Le Quokka (Setonix bracchyrus) a été étudié par G.A. Bartholomew (2) : sa température est de 37° C et elle varie très peu (cf. figure 19). Elle est légèrement plus élevée la nuit car ils ont une activité nocturne. Cela leur permet d'économiser l'eau nécessaire à la thermolyse par évaporation. Durant la journée, ils recherchent l'ombre ; ainsi, le Kangourou rouge reste sous de petits arbres. Une autre adaptation comportementale consiste à faire " le gros dos " par forte chaleur : ils diminuent la surface exposée aux rayonnements (25).

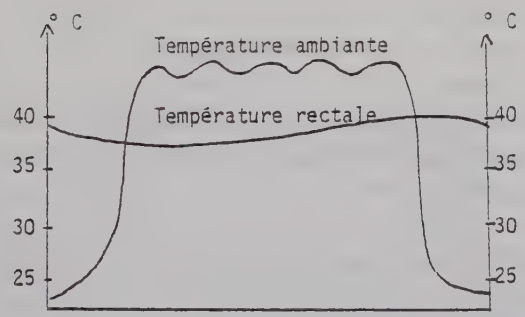


FIGURE 19 : TEMPERATURE RECTALE DE SETONIX BRACCHYRUS
(D'après K. Schmidt Nielssen (49)).

Le métabolisme de base est plus faible que celui des Euthériens. Ainsi, chez le Kangouru rouge et l'Euro (11), il est de 1,0 Cal. $g^{-1}.h^{-1}$, soit environ 73 p.100 de celui d'un Euthérien de taille analogue. Cela représente une thermogénèse endogène inférieure, donc une bonne adaptation au milieu..

Une autre économie de chaleur endogène est représentée par le mode de locomotion : il y a un stockage élastique au niveau des tendons des pattes arrières (25,45); le premier saut nécessite une grande dépense énergétique, mais ensuite, l'animal "rebondit". A vitesse modérée, la locomotion par sauts est donc plus efficace que la locomotion quadrupède. C'est donc une économie d'énergie, donc de chaleur à dissiper. De plus l'énergie nécessite une consommation d'oxygène, donc une perte d'eau respiratoire. Ce mode de déplacement est donc favorable à la survie dans le milieu.

La thermolyse par évaporation d'eau se fait essentiellement par polypnée. Chez le Kangourou rouge, le rythme respiratoire peut dépasser 200 par minute lorsque la température ambiante est supérieure à 40° C. Lors d'effort violent ils se lèchent méthodiquement les avant bras. Chez le Quokka, la queue et les pattes arrières seraient léchés (2). Ces extrémités peuvent jouer un rôle important dans la thermolyse, car elles ont une surface grande par rapport à leur volume. De plus, elles sont très vascularisées et peuvent donc émettre beaucoup de chaleur par irradiation lorsqu'il y a vasodilatation. Enfin, ce sont les seules parties du corps où il y a des glandes sudoripares (29,59). Cependant, ils suent très peu. Les marsupiaux sont bien adaptés aux hautes températures par leur régulation thermique, en particulier par le faible niveau du métabolisme de base.

4.2. Le métabolisme hydrique

Il présente peu de particularités.

Les concentrations urinaires obtenues par les reins des Marsupiaux sont comparables à celles des Euthériens de même taille.

L'existence d'un préestomac leur permet de réutiliser l'urée. Ils peuvent ainsi économiser des pertes d'eau, comme les ruminants.

/

4.3. La reproduction

Celle-ci présente de nombreuses différences avec la reproduction des Euthériens. Chez le Kangourou rouge juste après la parturition, il y a un nouvel accouplement, avec un nouvel oeuf. Mais celui-ci reste en diapause, et il y a suspension du cycle oestrien pendant toute la durée de l'allaitement en cours. Lorsque le jeune est sevré, ou s'il meurt, le développement de l'embryon en diapause reprend normalement (25). Cela présente plusieurs avantages : la gestation chez un mammifère, représente une période difficile à passer ; si les conditions deviennent difficiles, une femelle parturiente voit ses chances de survie diminuer ; chez le Kangourou, la gestation est de très courte durée, et durant la période passée dans la poche, le petit peut mourir si les conditions sont dures, sans compromettre la vie de la mère. L'autre embryon pourra donner un jeune à un moment où les conditions peuvent être plus favorables. De plus, la population de kangourous rouges étant très dispersée (25), ce système ne nécessite pas un accouplement supplémentaire. Cela aide donc à la survie de l'espèce.

Un autre problème est l'acquisition de l'homeothermie par le jeune, tout au long de son séjour dans la poche. Cela a été étudié par G.A. Bartholomew sur le Quokka (2). La poche est assez semblable à l'utérus, du point de vue environnement.

Le jeune, à 65 ou 70 jours, n'est pas encore velu. Il peut alors sortir occasionnellement de la poche. Sa température centrale est légèrement inférieure à la température de la poche. Si on les place dans une ambiance où la température est variable, leur propre température varie passivement ; Ils ne semblent pas souffrir de variations de températures allant jusqu'à 19° C. d'amplitude. Cependant, leur température centrale reste inférieure de 4° C à la température ambiante. Ils se lèchent un peu, mais sans saliver : c'est donc inefficace.

Lorsqu'ils sont plus âgés, légèrement velus, leur température centrale étant légèrement supérieure à la température de la poche, l'amplitude de leur température centrale est inférieure (environ 13° C). Ils acquièrent donc peu à peu l'homéothermie. Mais durant la première partie de leur existence, l'hétérothermie est un moyen économique de résister aux températures externes lorsqu'ils doivent sortir de la poche.

Les Marsupiaux présentent donc un certain nombre d'adaptations au milieu aride, possibles grâce à leur physiologie. Il ne s'agit donc pas de mammifères primitifs, mais d'adaptations différentes et parfois supérieures aux Euthériens.

C O N C L U S I O N S

Les mammifères s'adaptent de diverses manières aux conditions de température, d'irradiation, de manque d'eau et de nourriture du milieu aride.

D'une manière générale, les mammifères les mieux adaptés semblent être des animaux sauvages qui parviennent à vivre sans jamais boire, ce que aucun animal domestique, même le dromadaire, ne peut faire. Ce dernier reste malgré tout bien adapté, comme au demeurant la chèvre, dont les performances sont remarquables.

Cependant, tous les mécanismes physiologiques d'adaptation ne sont pas connus avec précision. De plus, certaines espèces sauvages, telles que l'Addax (Addax nasomaculatus), le bouquetin de Nubie (Capre ibex) et le moufflon à manchettes (Ammotragus lervia) n'ont pratiquement pas été étudiées, alors que si l'on se réfère à leur aire géographique, ils sont certainement très bien adaptés.

Dans ces régions où l'élevage est difficile, les animaux les mieux adaptés sont le dromadaire et la chèvre, auxquels il faut ajouter les antilopes, un groupe que l'on pourrait utiliser dans le cadre d'une production accrue de protéines animales en milieu désertique.

: Le Professeur de l'Ecole Vétérinaire

Professeur RUCKEBUSCH

Vu : Le Directeur de l'Ecole Vétérinaire

Professeur R. LAUTIE

: Le Président de la Thèse

ofesseur BESSOU

VU ET PERMIS D'IMPRIMER
Toulouse, le 17-4-1981
P/ LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE
PAUL SABATIER, et par délégation
LE VICE-PRESIDENT,

Professeur L. LARENG

B I B L I O G R A P H I E

1. ADAMSONS (K.), ENGELS (S.L.), VAN DYKE (H.B.), SCHMIDT-NIELSSEN(E SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- The distribution of oxytocin and vasopressin in the neurohypophysis of the Camel.
Endocrinology , 1956, 58 (2) : 272-278.

2. BARTHOLOMEW (GA.) .- Température regulation in the Macropod Marsupial, Setonyx brachyurus.
Physiol. Zöol, 1956, 29 (1) : 26-40.

3. BLIGH (J.).- Evaporative heat loss in hot arid environnements.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 357-369.

4. BOND (J., Mc DOWELL (R.E.).- Reproductive performance and physiological responses of beef females as affected by a prolonged high environmental temperature.
J. Anim. Sc., 1972, 35 (4) : 820-829.

5. BREGEAT (D.).- Etude sur les adaptations anatomiques et physiologiques des mammifères en milieu désertique.
Document I.E.M.V.T. 1971.

6. BROWN-PROSSER.- Comparative animal physiology.
W.B. Saunders Company 1961.

7. CHARNOT (Y.).- Régulation endocrinienne du métabolisme de l'eau chez le Dromadaire.
Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, 1967, 47 : 215-226.

8. CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.).- Désert life. Pergamon Press 1965.

9. CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.).- Man and the biology of the arid zones.
Comtemporary Biology, Edward Arnolds Ed. 1977.

10.- COLLINS (J.C., PILKINGTON (T.C.), and SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- A model of respiratory heat transfer in a small mammal. Biophysical Journal 1971, 11 : 886-914.

11. DAWSON (T.J.).- Thermoregulation in Australian desert kangaroes. Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 133-146.

12. ENTWISTLE (K.W.).- Ram fertility and fertilisation rates in the Ewe in a semi-arid tropical environnement. Int. J. Biomet. 1973, 17 (2) : 109-113.

13.- FINCH (V.A.).- Energy exchanges with the environment of two East-African Antelopes, the Eland and the Hard beest. Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 315-326.

14. FINCH (V.A.).- Couleur et structure du pelage comme index de la tolérance à la chaleur chez certains herbivores d'Afrique de l'Est. Bull. Epizoot. Afr., 1974, 22 (2) : 175-176.

15. FOLK (G.E.).- Environmental Physiology. 2ème édition 1974. Lea et Febiger - Philadelphie.

16. GHOBRIAL (L.I.), CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.).- Water economy of the Dorcas Gazelle. Nature 1965, 207 : 1313.

17. GHOBRIAL (L.I.), CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.).- Effect of deprivation of water on the Dorcas Gazelle. Nature 1966, 212 : 306.

18. GOODALL (D.W.), PERRY (R.A.).- Arid lands ecosystems. Cambridge University Press 1979.

19. HAFEZ (E.S.E.).- The behaviour of domestics animals. Baillère, Tindall and Cosc.

20. HARTHOON (A.M.), FINCH (V.A.), HOPCRAFT (D.), Mc GINNIS (S.M.).- Adaptation to solar radiation by African large herbivores : a preliminary report. J.S. Afr. Vet. Med. Ass., 1970, 41 (1) :17-24.

21. IGGO (A.).- Cutaneous thermoreceptors. Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 327-344.

22. JARMAN (P.J.).- The free water intake of Impala in relation to the water content of their food.
E.Afr. For.J., 1973, 38 (4) : 343-351

23. JENKINSON (D.C.E.).- Evaporative temperature regulation in domestics animals.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 345-356.

24. KENAGY (G.J.).- Adaptations for leaf eating in the great basin Kangaros.Rat : Dipodomys microps.
Occologia (Berl.), 1973, 12 : 383-412.

25. KIRSCH (J.A.W.).- Les Marsupiaux.
La Recherche 1977, 97 : 108-116.

26. LACHIVER (F.), CHENITI (T.), BRADSHAW (D.), BERTHIER (J.L.) an PETTER (F.).- Field studies in Southern Tunisia on water turnover and th roïd activity in two species of Meriones.
in Environmental Physiology, Edited by I. Assenmacker and D.S. Farner, Springer Verlag Berlin Heidelberg New-York, 1978.

27. LE BARS (H.).- La régulation thermique
Document.I.E.M.V.T. 1970.

28. LEE (D.H.K.).- La tolérance à la chaleur chez les animaux domestiques.
Collection FAO 1955.

29. LOUW (W.).- The role of advective fog in the water economy of certain Namib desert animals.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 297-313.

30. Mc FARLANE (W.V.), HOWARD (B.).- Comparative water and energy economy of wild and domestics animals.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 261-296.

31. Mc FARLANE (W.V.).- Hormones and mammalian osmoregulation, in Environmental Physiology, Edited by I. Assenmacker and D.S. Farner, Springer Verlag Berlin, Heidelberg New-York, 1978.

32. MALOIY (G.M.O.).- Water economy of the Somali Donkey.
Am.J. Physiol. 1970, 219 (5) : 1522-1527.

33. MALOIY (G.M.O.), HOPCRAFT (D.).- Thermoregulation and water relation of two East African Antilopes. The Hard beest and Impala.
Comp. Biochem. Physiol., 1971, 38 A :525-534.

34. MALOIY (G.M.O.).- Temperature regulation in the Somali Donkey (Equus asinus).
Comp. Biochem. Physiol., 1971, 39 A : 403-412

35. MALOIY (G.M.O.).- Renal salt and water excretion in the Camel.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 243-259.

36. MOUNT (L.E.).- Adaptation to thermal environment. Man and his productive animals.
Comtemporary Biology, Edward Arnolds Ed., 1979.

37. MUSEWE (V.O.), MALOIY (G.M.O.), KANJA (J.K.).- Evaporative water less in two small African Antilopes : the Dikdik and the Suni.
Comp. Biochem. Physiol. C. Comp. Pharmacol., 1978, 53 (1) :17-18

38. ORITSLAND (N.A.), RONALD (K.).- Solars heating of mammals : observation of hair transmittance.
Int.J. Biomet. , 1978, 22 (3): 197-201.

39. POTTER (B.J.), Mc INTOSH (G.H.).- Effet of salt water ingestion on pregnancy in the Ewe and on lamb survival.
Aust.J. Agric. Res., 1974, 25 (6) : 909-917.

40. RAAB (J.L.), SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Effect of running on water balance of the Kangaros Rat.
Am.J. Physiol., 1972, 222 (5) : 1230-1235.

41. RICHARDS (S.A.).- Vagal control of thermal panting in mammals and birds.
J. Physiol., 1968, 199 (1) : 89-101.

42. ROBERTSHAW (D.), TAYLOR (C.R.).- A comparison of sweat glands activity in eight species of East African bovids.
J. Physiol., 1969, 203 (1) : 135-143;

43. ROUSSEL (J.D.), LOE (W.C.).- Effect of heat stress and melangestrol acetate on amino acid pattern of uterine fluid from dairy heifers.
Int.J. Biomet., 1973, 17 (2) : 153-156.

44. ROUSSEL-GAUSSEN (F.).- Contribution à l'étude de Gazelle Dorcas : son milieu naturel, vie en captivité.
Thèse Doct. Vét. Toulouse, 1975.

45. RUCKEBUSCH(Y.).- Physiologie, pharmacologie, thérapeutique animales.
Ed. Maloine S.A. Paris, 1977.

46. RUCKEBUSCH(Y.), THIVEND (P.).- Digestive physiology and metabolism in ruminants. Shorts communications presented at the Vth International Symposium on Ruminant physiology. Clermont-Ferrand 3-7 sept.1979.
in Ann. Vet.Res. 1979, 10 (2-3) : 157-502.

47. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), DAWSON (T.J.), HAMMEL (H.T.), HINDS (D), JACKSON (D.L.).- The Jack rabbit. A study in its desert survival.
Hvalrodets Skifter. 1954, 48 : 125-142.

48. SCHMIDT-NIELSSEN (B.), SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Evaporative water loss in deserts rodents in their natural habitat.
Ecology, 1950, 31 : 75-85.

49. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), SCHMIDT-NIELSSEN (B.).- A complete account of water metabolism in Kangaroo rats and an experimental verification.
J. Cell. and Comp. Physiol., 1951, 38 (2) : 165-181.

50. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), SCHMIDT-NIELSSEN (B.).- Water metabolism of desert mammals.
Physiol. Rev., 1952, 32 : 135-166;

51. SCHMIDT-NIELSSEN (B.), SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- The desert rat.
Scient. Amer. 1953, 189 (1) : 73-78.

52. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), SCHMIDT-NIELSSEN (B.), HOUPT (T.R.) and JARNUM (S.A.).- Water balance of the camel.
Am.J. Physiol., 1955, 185 : 185-194.

53. SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Animals and arid conditions : physiological aspect of productivity and management, in " the future of arid lands ".
Am.Ass. for Avanc. Sci., 1956 : 368-382.

54. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), SCHMIDT-NIELSSEN (B.), HOUPT (T.R.) and JARNUM (S.A.).- Body temperature of the Camel and its relation to water economy.
Am.J. Physiol., 1957, 188 (1) : 103-112.

55. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), SCHMIDT-NIELSSEN (B.), HOUPT (T.R.) and JARNUM (S.A.).- Urea excretion in the Camel.
Am.J. Physiol., 1957, 188 (3) : 477-483.

56. SCHMIDT-NIELSSEN (B.), O'DELL (R.).- Effect of diet on distribution of urea and electrolytes in kidney of sheep.
Am. J. Physiol. 1959, 197 (4) : 856-860.

57. SCHMIDT-NIELSSEN (B.), O'DELL (R.).- Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney.
Am.J. Physiol., 1961, 200 (6) : 1119-1124.

58. SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Terrestrial animals in dry heat: desert rodents. Hand book of Physiology and Environment 1963 : 493-507.

59. SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Desert animals : physiological problems of heat and water.
Clarendon Press Oxford 1964.

60. SCHMIDT-NIELSSEN (K.), HAINES (HB.).- Water balance in a carnivorous desert rodent, the Grasshopper Mouse.
Physiol. Zool., 1964, 37 (3) : 259-265.

61. SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- Recent advances in the comparative physiology of desert animals.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 371-382.

62. SCHMIDT-NIELSSEN (K.).- The physiology of wild animals.
Proc. R. Soc. Lond., 1977, 199 : 345-360.

63. SCHOEN (A.).- Studies on the environmental physiology of a semi-desert antelope, the Dikdik.
E. Afr. Agric. For J., 1972, 37 (4) : 325-330.

64. SCHOEN (A.).- The effect of heat stress and water deprivation on the environmental physiology of the Bushbuck, the Reedbuck, and the Uganda kob.
E. Afr. Agric. For. J., 1971, 37 (1) : 1-7.

65. SCOTT (G.H.), WIERSMA (F.).- Climatic thermal stress, a cause of hormonal depression and low fertility in Bovine.
Int.J. Biomet. 1973, 17 (2) : 115-122.

66. SHKOLNIK (A.), BORUT (A.), CHOSHNIAK (J.).- Water economy of the Beduin goat .
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 229-242.

67. SIEBERT (B.D.), Mc FARLANE (W.V.).- Water turnover and renal function of Dromaderies in the desert.
Physiol. Zoöl, 1971, 44 (4) : 225-240.

68. SIEBERT (B.D.).- The effects of temporal variation in the water climate on beef cattle reproduction in the seasonly dry tropics of Australia.
Int.J. Biomet., 1973, 17 (2) : 123-129.

69. SINGH (S.P.), NEWTON (W.N.).- Acclimatation of young calves to high temperatures : physiologic responses.
Am. J. Vet. Res., 1978, 39 (5) : 795-797.

70. SINGH (S.P.), NEWTON (W.M.).- Acclimatation of young calves to high temperatures : composition of blood and skin secretion.
Am.J. Vet. Res., 1978, 39 (5) : 799-801.

71. TAYLOR (C.R.).- Hygroscopic food : a source of water for desert Antelopes ?
Nature, 1968, 219 : 181-182.

72. TAYLOR (C.R.).- The minimum water requirements of some East-African ungulates .
Symp. Zool. Soc. Lond. 1968, 21 : 195-206.

73. TAYLOR (C.R.).- The Elan and the Oryx.
Scient .Amer. 1969, 220 (1) : 88-95.

74. TAYLOR (C.R.).- The desert gazelle : a paradox resolved.
Symp. Zool. Soc. Lond., 1972, 31 : 215-227.

75. VENTER (H.A.W.), BONSMA (J.C.), SKINNER (J.D.).- The influence of climate on the reproduction of cattle.
Int.J. Biomet., 1973, 17 (2) : 147-151.

76. WHITTOW (G.C.).- Comparative physiology of thermoregulation. Volume II Mammals.
Academic Press New-York and London, 1971.

77. YOUSRI (R.M.).- Effect of environmental temperature on some physiological and nutritional aspects of animals.
Wld. Rev. Anim. Prod., 1976, 12 (4) : 75-82.

78. YOUSRI (R.M.), ABOU AKKADA (A.R.), ABOU RAYA (A.K.).- Rumen activity and blood urea of sheep as affected by climatic conditions.
Wld. Rev. Anim. Prod., 1977, 13 (4) : 51-56.